M. von FREY

VORLESUNGEN ÜBER PHYSIOLOGIE

4. A. 322

Digitized by the Internet Archive
in 2011 with funding from
Open Knowledge Commons and Harvard Medical School

http://www.archive.org/details/vorlesungenber00frey

Vorlesungen

über

Physiologie.

Von

Dr. M. von Frey,

Professor der Physiologie und Vorstand des physiologischen Instituts
an der Universität Würzburg.

Mit zahlreichen Textfiguren.

Berlin.

Verlag von Julius Springer.

1904.

Alle Rechte, insbesondere das der
Übersetzung in fremde Sprachen, vorbehalten.

15046

BOSTON MEDICAL
MAY 8 1918
LIBRARY

Druck der Kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.

Vorwort.

Das stets wiederkehrende Verlangen meiner Hörer nach einem Buche, das sich dem mündlichen Unterrichte möglichst eng anschließt, hat mich nach langem Sträuben veranlaßt, meine Vorlesungen niederzuschreiben. Es ist das gute Recht eines jeden Lehrers, den zu bewältigenden Stoff in seiner Weise zu ordnen und aufzufassen. Tut er das, so erhält der Vortrag etwas so persönliches, daß es dem Hörer schwer fällt, sich in einer anderen Darstellung zurecht zu finden. Natürlich ist das Geschriebene keine sklavische Wiederholung des Gesprochenen. Die Breite des Vortrags ist kaum erträglich im Druck; anderseits können manche abstrakte Überlegungen im Buche weiter ausgesponnen werden.

Im ganzen habe ich die Mitte zu halten gesucht zwischen den an Tatsachen überreichen großen Lehrbüchern und den nur ein fleischloses Skelett bietenden Kompendien. Das durch den Buchhandel geförderte Überhandnehmen der sog. Paukbücher scheint mir eine schwere Gefahr für das Studium der Physiologie und der Medizin überhaupt. Das Niveau des Studiums wird durch sie herabgedrückt, und statt den Hörer zu fesseln, verleiden sie ihm den Gegenstand. Der Student verträgt mit wenigen Ausnahmen nahrhafte geistige Kost und ist dankbar dafür, wenn man sich an ihn wendet nicht wie an einen Schuljungen, sondern wie an einen Mann von selbständigem Urteil. Diesem Zwecke dienen auch die Zitate, die dem Suchenden ermöglichen sollen, an die Quellen heranzukommen. Dagegen ist Vollständigkeit nicht die Pflicht eines Lehrbuches, weder in der Darstellung noch in den literarischen Nachweisen.

Eine etwa 130-stündige experimentelle Vorlesung über Physiologie ist auf eine Auswahl des Stoffes angewiesen. Die Versuchung hierbei, auf die eigenen Liebhabereien ungebührlich Rücksicht zu nehmen, ist groß und eine gleichmäßige Durchleuchtung des Stoffes unmöglich. Ich habe aber wenigstens versucht, größere Lücken zu vermeiden und auch solche Kapitel ebenbürtig zu behandeln, in denen ich von der Unzulänglichkeit meines Wissens überzeugt bin. Auch in diesen ist eine lehrreiche Darstellung nicht ausgeschlossen, und der Leser erhält wenigstens etwas Einheitliches. Die menschliche Physiologie ist in erster Linie berücksichtigt, und so wird es wohl bleiben müssen, solange der physiologische Unterricht ein Teil des medizinischen ist. Schließlich wird man in den Fragen der Nerven- und Sinnesphysiologie des Menschen nicht entraten können. Wenn unter diesen Umständen mancher Hinweis auf Vergleichend-Physiologisches unterbleiben mußte, so scheint mir diese Verzichtleistung weniger schwer, als die noch immer notwendige Beschränkung auf eine Auswahl von Erscheinungen am ausgewachsenen, gewissermaßen stabilen Individuum, während die Vorgänge der Entwicklung, der Altersveränderungen, der Regeneration und Heilung, der individuellen und stammesgeschichtlichen Anpassung seitab liegen bleiben müssen. Allerdings beginnt die experimentelle Forschung in erfreulicher Weise sich auch diesen Aufgaben zuzuwenden, im wesentlichen sind hier aber doch noch die Methoden der anatomischen Beschreibung oder der Statistik, wenn nicht gar der philosophischen Deduktion die herrschenden. Eine lehrhafte Darstellung dieser Gebiete ist daher vorläufig ausgeschlossen.

Bei der Ausarbeitung der Vorlesungen sowie beim Lesen der Korrekturen sind mir die Herren Dr. Gürber und Dr. Overton helfend zur Seite gestanden, wofür ihnen auch an dieser Stelle bestens gedankt sei. Im voraus möchte ich ferner jenen danken, die sich die Mühe nehmen wollen, mich auf Unrichtigkeiten oder empfindliche Lücken aufmerksam zu machen.

Würzburg, im März 1904.

M. von Frey.

Inhalt.

Seite

Erster Teil. **Der Satz von der Erhaltung der Energie in seiner Anwendung auf die Lebewesen** . . . . . 1—17

Der Satz von der Erhaltung der Masse 2
„ „ „ „ „ „ Energie 3
Kalorimetrische Methodik 4
Wärmeverlust 6
Nahrungsstoffe 10
Verbrennungswärmen 13
Nutzeffekte 15
Energiebilanz 16
Historische Entwickelung der Physiologie 17

Zweiter Teil. **Das Blut** . . . . . 18—47

Verschiedene Blutproben 18
Die Blutkörperchen 22
Bestimmung der Hämoglobinmenge 34
Volum der Körperchen in der Raumeinheit Blut 35
Zählung der Blutkörperchen 36
Die Blutflüssigkeit 39
Die Salze des Serums 42

Dritter Teil. **Die Arbeit des Herzens** . . . . . 48—75

Blutbewegung 48
Messung des Blutdrucks 53
„ „ Sekundenvolums 54
Eigenschaften des Herzmuskels 56
Bedeutung der Klappen 60
Zeichen der Herztätigkeit 61
Kardiographie 61
Herztöne 63
Elektrokardiogramm 67
Tonogramme 69
Verschlußzeiten 71
Die Selbsterregung oder Automatie des Herzens 72

Seite

Vierter Teil. **Die Bewegung des Blutes und der Lymphe** . . 76—102
Der Puls 83
Die Verteilung des Blutes im Körper 87
Wegsamkeit der Gefäße 90
Einfluß der Nerven auf die Gefäße 91
Die Lymphe 97

Fünfter Teil. **Die Atmung** . . . . . 103—131
Löslichkeit der Gase in Wasser 103
Entgasung des Blutes 106
Bindung des Sauerstoffs 109
„ der Kohlensäure 111
Änderung des Gasgehaltes 113
Der Ort der Verbrennungen 115
Erneuerung der Lungenluft 116
Die Atembewegungen 118
Die Nerven der Atemmuskeln und das Atemzentrum 121
Messung des Gaswechsels 124
Schutzeinrichtungen in den Atmungsorganen 131

Sechster Teil. **Verdauung** . . . . . 132—166
Aufnahme der Nahrung 133
Das Kauen 133
Das Einspeicheln 134
Das Schlucken 134
Der Speichel 136
Die Speichelnerven 137
Menge und Beschaffenheit des Speichels 139
Das Enzym des Speichels 140
Magenverdauung 143
Der Magensaft und seine Wirkungen 143
Die Bewegungen des Magens 151
Darmverdauung 153
Die Galle 154
Der Bauchspeichel 157
Der Darmsaft 162
Übersicht der Verdauungsvorgänge 162
Fortbewegung der Nahrung durch den Darm 165

Siebenter Teil. **Resorption, Assimilation, innere Sekretion** . 167—180
Resorption 167
Aufnahme der Fette 167
„ der Zucker 171
„ der Eiweißkörper 174
Assimilation 176
Innere Sekretion 178

Achter Teil. **Der Harn** . . . . . 181—192
Bestandteile des Harns 182
Die Absonderung des Harns 186
Die Arbeit der Niere 188
Die Geschwindigkeit der Absonderung 189
Die Entleerung des Harns 190

Seite

Neunter Teil. **Stoffwechsel, Ernährung, Wärmehaushalt** . . . 193—214
Bestimmung des Stoffwechsels 193
Der Stoffwechsel im Hunger 197
Der Stoffwechsel bei Nahrungszufuhr 200
Kostregeln 206
Die Genußmittel 208
Tierische Wärme 209
Chemische Regulation 210
Physikalische Regulation 212

Zehnter Teil. **Die Leistungen der Muskeln** . . . . . 215—250
Untersuchung der Dehnbarkeit 216
Die Muskelzuckung 223
Die isotonische, isometrische und auxotonische Zuckung 226
Größte Kraft, größte Arbeitsleistung und Reservekraft des Muskels . 230
Unterstützung, Summation und Tetanus 233
Die chemische Zusammensetzung des Muskels 238
Der Stoffwechsel des Muskels 243
Größe des Energieumsatzes 245

Elfter Teil. **Allgemeine Eigenschaften der Nerven** . . . . . 251—274
Die Leitung der Erregung in Nerv und Muskel 253
Narkose und chemische Reizung der Muskeln und Nerven 257
Erregung durch den elektrischen Strom 261
Die lebenden Gewebe als Quellen elektrischer Energie 271

Zwölfter Teil. **Besondere Erscheinungen an einzelnen Teilen des Nervensystems** . . . . . 275—304
Zentrifugale und zentripetale Nerven 276
Die Reflexbewegungen und die Reflexzeit 278
Einige Beispiele menschlicher Reflexe 287
Die Frage der trophischen Nerven 291
Zusammenfassende Tätigkeiten des Rauten- und Mittelhirns . . . 292
Das Großhirn 297
Gehirn und Bewußtsein 302

Dreizehnter Teil. **Die Leistungen der Sinne. I. Hälfte** . . 305—341
Das Sinnesgebiet der Haut 308
Temperaturempfindungen 308
Physikalische und physiologische Temperaturskalen 311
Druckempfindungen 314
Bedingungen für die Erregung der Druckpunkte 316
Die Unterschieds- und Raumschwelle im Gebiete des Tastsinns . 318
Schmerzempfindung 321
Die Sinnesfunktionen der Haut und die Form der Nervenenden . 324
Die Geschmacksempfindungen 326
Die Organe der Geschmacksempfindung 328
Die Geruchsempfindungen 330
Das Organ des Geruchssinnes 333
Die Bewegungs- und Lageempfindungen 335
Die Einordnung des Körpers in den Raum 337
Beschleunigungsempfindungen 337
Das häutige Labyrinth 339

Seite

Vierzehnter Teil. **Die Leistungen der Sinne. II. Hälfte** . . 342—376

Die Schall- oder Gehörsempfindungen 342
Tonschwingungen 342
Die Übertragung der Schwingungen auf das Ohr 345
Die Resonatoren des inneren Ohres 348
Stimme und Sprache 351
Die Gesichtsempfindungen 354
Die Abbildung durch Linsen 355
Die Konstanten des Auges 359
Die Akkommodation 363
Die Refraktionsanomalien 364
Der Augenspiegel 365
Die Erregungsvorgänge 366
Subjektive Erregungserscheinungen 368
Blendungsgefühle 368
Lichtempfindungen 368
Umstimmungen des Sehorgans 370
Die Lokalisation der Gesichtsreize 372
Die Augenmuskeln 374
Einfachsehen und Doppeltsehen 376

Namen- und Sachregister . . . . . 378—392

Verzeichnis der bei den Literaturangaben gebrauchten Abkürzungen.

Jedes Zitat enthält die Bezeichnung der Zeitschrift und 3 Zahlen, von denen die erste, fettgedruckte, den Band, die zweite das Jahr, die dritte die Seite angibt. Außer den leicht verständlichen Abkürzungen A = Archiv, Ann. = Annalen, B. oder Ber. = Berichte, C. = Centralblatt, Diss. = Dissertation, J = Journal, Kongr. = Kongreß, Lab. = Laboratoire, Lehrb. = Lehrbuch, N. F. = Neue Folge, Rep. = Report, Sc. = Science, Verh. = Verhandlungen, Woch. = Wochenschrift, Z. = Zeitschrift beachte man folgende Zeichen:

A. A. = Anatomischer Anzeiger.
A. de P. = Archives de Physiologie normale et pathologique.
A. d. Heilk. = Archiv der Heilkunde von E. Wagner.
A. d. P. u. C. = Annalen der Physik und Chemie.
A. e. P. = Archiv für experimentelle Pathologie und Pharmakologie.
A. f. A. = Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte.
A. f. A. u. P. = Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftl. Medizin von Joh. Müller, Reichert und du Bois-Reymond.
A. f. Hyg. = Archiv für Hygiene.
A. f. klin. Chir. = Archiv für klinische Chirurgie.
A. f. klin. Med. = Deutsches Archiv für klinische Medizin.
A. f. P. = Archiv für Physiologie.
A. g. P. = Archiv für die gesamte Physiologie von Pflüger.
A. ital. d. B. = Archives italiennes de Biologie.
A. m. A. = Archiv für mikroskopische Anatomie.
Am. J. of P. = American Journal of Physiology.
Am. J. of Ps. = „ „ „ Psychology.
Ann. d. C. = Annalen der Chemie von Liebig.
A. p. A. = Archiv für pathologische Anatomie und Physiologie von Virchow.
Bch. C. = Biochemisches Zentralblatt.
B. D. C. G. = Berichte der Deutschen Chemischen Gesellschaft (einmal S. 239 als B. B. = Berliner Berichte zitiert).
B. z. ch. P. = Beiträge zur chemischen Physiologie und Pathologie von Hofmeister.
C. f. m. W. = Centralblatt für die medizinischen Wissenschaften.
C. f. P. = Centralblatt für Physiologie.
C. R. = Comptes rendus de l'Académie des sciences.
D. Z. f. Nervenheilk. = Deutsche Zeitschrift für Nervenheilkunde.

E. d. P. = Ergebnisse der Physiologie.
Handb. = Handbuch der Physiologie, herausgegeben von Hermann.
J. de Phys. et de Path. = Journal de Physiologie et de Pathologie générale.
J. de (la) P. = Journal de la Physiologie de l'homme et des animaux.
J(b). f. T. = Jahresbericht für Tierchemie.
J. of A. a. P. = Journal of Anatomy and Physiology.
J. of P. = Journal of Physiology.
Leipz. Abh. / Leipz. Ber. = Abhandlungen bezw. Berichte der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse der kgl. sächs. Gesellschaft der Wissenschaften zu Leipzig.
Ph. O. = Physiologische Optik von Helmholtz, 2. Auflage.
Phil. Stud. = Philosophische Studien von Wundt.
Phil. Trans. / Proc. R. S. = Philosophical Transactions and Proceedings of the Royal Society, London.
Rev. méd. de la S. R. = Revue médicale de la Suisse Romande.
Sk. A. = Skandinavisches Archiv für Physiologie.
Texb. of P. = Textbook of Physiology, London 1898—1900, ed. by E. A. Schäfer.
Wien. Ber. = Sitzungsberichte der k. Akademie der Wissenschaften, Wien.
Würzb. Ber. / Würzb. Verh. = Sitzungsberichte und Verhandlungen der physikalisch-medizinischen Gesellschaft, Würzburg.
Z. f. B. = Zeitschrift für Biologie.
Z. f. Chir. = Zeitschrift für Chirurgie.
Z. f. klin. Med. = Zeitschrift für klinische Medizin.
Z. f. Ps. = Zeitschrift für Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane.
Z. f. rat. Med. = Zeitschrift für rationelle Medizin.
Z. phk. C. = Zeitschrift für physikalische Chemie.
Z. phl. C. = Zeitschrift für physiologische Chemie.

BOSTON MEDICAL
MAY 8 1918
LIBRARY

Erster Teil.

Der Satz von der Erhaltung der Energie in seiner Anwendung auf die Lebewesen.

Der Unterricht in der Physiologie oder Lebenslehre ist an den Schluß der theoretischen Ausbildung des Arztes gestellt, weil er ein gewisses Maß von physikalischen und chemischen Kenntnissen voraussetzen muß und namentlich Vertrautheit mit dem anatomischen Bau der Lebewesen. Letztere sind der Gegenstand der physiologischen Forschung, aber nicht als etwas Beharrendes oder Unveränderliches, sondern als etwas, das beständigem Wechsel unterworfen ist. Diese Veränderungen führen in vielen Fällen nur deshalb nicht zu einer auffälligen Umgestaltung, weil sie durch gleichgroße aber entgegengesetzte Veränderungen wieder aufgehoben werden. In gewissen Fällen wie bei der Zeugung und Entwicklung, bei den Altersveränderungen, bei den Krankheitsprozessen und deren Heilung finden dauernde Veränderungen der Lebewesen statt. Weitgreifende Veränderungen, selbst wenn sie wieder rückgängig werden, gelten als krankhafte. Es ist Sache des Übereinkommens, wo man die Grenze zwischen normalen und krankhaften Vorgängen ziehen will.

Das Studium dieser Änderungen ist seit alten Zeiten eine wichtige Aufgabe der wissenschaftlichen Medizin gewesen in der Absicht, Einblick in die Prozesse und dadurch Herrschaft über sie zu gewinnen, vor allem Krankheiten zu heilen. Hierzu boten sich zwei Wege. Man konnte versuchen, die körperlichen Zustände psychologisch zu beeinflussen, durch Belehrung, Zuspruch, Suggestion, Hypnose oder irgend ein anderes, einer experimentellen Prüfung standhaltendes Verfahren. Oder man konnte Maßnahmen treffen, wie sie in der Technik zur willkürlichen Steuerung der Naturvorgänge üblich sind und die man daher als technische Beeinflussung der Lebensvorgänge bezeichnen kann.

Von diesen beiden Möglichkeiten ist nun zweifellos die letztere von allgemeinerer Anwendbarkeit. Dies geht schon aus der Überlegung hervor, daß eine Beeinflussung der Lebensvorgänge nicht nur am Menschen, sondern an allen Organismen anzustreben ist, sowie daß selbst beim Menschen die psychologische Beeinflussung nur unter gewissen Bedingungen angängig ist. Es ist übrigens damit nicht gesagt, daß diese beiden Behandlungsmethoden sich gegenseitig ausschliessen; sie können nebeneinander Platz greifen. Der Arzt wird aber der technischen Behandlung, als der sichereren und allgemein anwendbaren vorwiegend Interesse zuwenden.

Wird die Aufgabe gesetzt, die Lebensvorgänge durch technische Mittel zu beeinflussen, so werden diese Erscheinungen auf gleiche Stufe gestellt mit den Vorgängen in der leblosen Natur; die lebenden Organismen werden zu Naturobjekten, wie die toten, die Lebenserscheinungen werden prinzipiell als begreiflich hingestellt. Es gibt zwei Erfahrungen, welche gegen diese Annahmen Bedenken erregen könnten: Erstens die Tatsache der psychischen Vorgänge, welche sich im Selbstbewußtsein in die Kette der körperlichen Geschehnisse einzuschieben scheinen und an Stelle der Notwendigkeit die Freiheit setzen. Die andere Erfahrung ist die erstaunliche Zweckmäßigkeit, welche in dem Bau, den Leistungen und Regulationen der Lebewesen zutage tritt, und für welche sich im Bereich der leblosen Natur kein Analogon zu finden scheint.

So gerechtfertigt diese Bedenken sind, so sind sie doch nicht ausschlaggebend. Die erste Schwierigkeit löst sich durch die Annahme, daß die psychischen Erscheinungen in die körperlichen nicht eingeschaltet, sondern ihnen nebengeordnet sind, wie später noch ausführlicher zu besprechen sein wird. Und was die Zweckmäßigkeit betrifft, so steht wohl außer Zweifel, daß sie nur die subjektive Interpretation für eine Gruppe von Erscheinungen ist, deren Zusammenhang gegenwärtig noch nicht verständlich, deren Zustandekommen auf natürlichem Wege aber durchaus nicht ausgeschlossen ist.

Geht man von der Annahme aus, daß die Lebensvorgänge der wissenschaftlichen Analyse zugänglich sind, so wird verlangt werden müssen, daß zwei wichtige und sehr allgemein gültige Erfahrungssätze auch auf sie Anwendung finden: Der Satz von der Erhaltung der Masse und der Satz von der Erhaltung der Energie.

Der Satz von der Erhaltung der Masse besagt, daß die innerhalb eines geschlossenen Systems stattfindenden chemischen oder physikalischen Veränderungen zu keiner Änderung der Masse führen können. Ist das System kein geschlossenes, so kann es nur unter der Bedingung unverändert bleiben, daß jeder Verlust gleichwertig ersetzt wird. Dies ist die Form, in der die Gültigkeit des Gesetzes von der Erhaltung der Masse für Lebewesen am leichtesten nachgewiesen werden kann. Tritt

der Ersatz nicht ein, so verarmt der Organismus an den zu Verlust gegangenen Massen, während er sich umgekehrt auch anreichern kann, wenn der Zufuhr kein entsprechender Abgang gegenübersteht. In der Lehre vom Stoffwechsel wird auf diese Bilanzierungen weiter einzugehen sein, wobei sich zeigen wird, daß der fragliche Satz für die Lebewesen zutrifft.

In ähnlicher Weise wie der Satz von der Erhaltung der Masse hat auch der Satz von der Erhaltung der Energie in seiner Anwendung auf Lebewesen eine besondere und zwar folgende Fassung: Jede von dem Organismus nach außen geleistete Arbeit führt zu einer entsprechenden Minderung seines Arbeits- und Energiegehaltes. Konstanz des disponiblen Arbeitswertes kann daher nur dann gegeben sein, wenn der nach außen geleisteten Arbeit ein entsprechender Ersatz gegenübersteht.

Um die Gültigkeit dieses Satzes zu erweisen, wird man die von dem Organismus geleisteten Arbeiten zu messen haben und zusehen, ob der Organismus eine Veränderung erlitten hat, die seinen Energiegehalt entsprechend vermindert, oder ob dem Verlust ein gleichwertiger Energiegewinn gegenübersteht.

Die hier in Betracht kommenden Arbeits- oder Energiegrößen werden aus historischen Gründen je nach ihrer Natur in verschiedenen Einheiten gemessen. Dies ist unbequem, verschlägt aber nichts, da sich die Maßzahlen ineinander überführen lassen, sobald das Verhältnis der Maßeinheiten zueinander bekannt ist.

Alle mechanischen Arbeiten werden gemessen durch das Produkt aus der Kraft in die Wegstrecke, welche der Angriffspunkt der Kraft zurückgelegt hat. Wählt man als Krafteinheit ein Kilogrammgewicht, als Längeneinheit das Meter, so hat die Arbeitseinheit den Wert von 1 Meter-Kilogrammgewicht. Für kleine Arbeiten zieht man die Centimeter-Grammeinheit vor. Messungen, welche in beiden Maßeinheiten durchgeführt sind, können sehr leicht aufeinander bezogen werden, wenn man sich erinnert, daß das m kgr 100 000 oder 10^5 mal größer ist als das cm gr.

Jedes Gewichts- oder Kraftmaß kann als das Produkt zweier Faktoren, Masse und Beschleunigung, dargestellt werden. Wählt man, wie es im wissenschaftlichen (absoluten) Maßsystem geschieht, als Einheiten bezw. die Masse eines Gramms, die Beschleunigung 1 cm/sec^2 und als Strecke wie oben das Centimeter, so erhält man die wissenschaftliche Arbeitseinheit, das Erg. = 1 cm^2 gr/sec^2, welches, wie ersichtlich, 981 mal kleiner ist als die praktische Arbeitseinheit des cm/gr, da letztere die Schwerebeschleunigung = 981 cm/sec^2 enthält.

Wird Arbeit in der Form von Erwärmung geleistet, so mißt man dieselbe in Kalorien. Als solche gilt der hundertste Teil derjenigen Wärmemenge, welche nötig ist, die Masseneinheit Wasser vom Eispunkt auf den Siedepunkt zu erwärmen — die sog. mittlere Kalorie. Je nachdem man als

Masseneinheit die Masse eines Milligramm, Gramm oder Kilogramm Wasser wählt, erhält man die Milligramm-, Gramm- oder Kilogramm-Kalorie, welche sich zueinander verhalten wie $1 : 10^3 : 10^6$. Zur Umrechnung dieser Erwärmungsarbeiten in mechanische dienen die Relationen 1 gr-Kalorie $= 42700$ cm gr $= 0{,}427$ m kgr $= 419 \times 10^5$ Erg.

Die Aufgabe, die von einem Tiere ausgegebene Arbeitsmenge zu messen, kann unter Umständen außerordentlich schwierig werden. Die Tiere und der Mensch verrichten mechanische Arbeit verwickelter Art, sie verrichten Arbeit durch Erwärmung der Umgebung, eventuell auch dadurch, daß elektrische Ströme aus ihrem Körper in die Umgebung dringen, wie dies bei einer anderen Gelegenheit noch genauer zu besprechen sein wird.

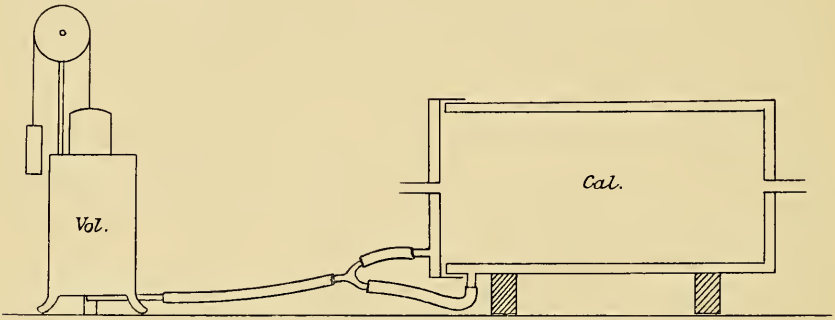


Fig. 1. Rubners Kalorimeter, schematisch.

Die anscheinend sehr verwickelte Aufgabe läßt sich aber dadurch bedeutend vereinfachen, daß man den zu untersuchenden Organismus veranlaßt, Energie ausschließlich in der Form von Wärme nach außen zu geben. Dies läßt sich beim Menschen durch völlige Körperruhe leicht erreichen, ebenso aber auch bei manchen Tieren mit oder ohne Dressur.

Die Ausgabe der Wärme findet dabei stets auf dreierlei Weise statt: durch Strahlung, durch Leitung und durch Wasserverdunstung. Das Wärmemessungsverfahren, die Kalorimetrie, muß im stande sein, die auf jedem der drei Wege verlorenen Wärmemengen vollständig zu messen.

Zur Messung der ausgestrahlten Wärme wird das zu untersuchende Tier oder irgend eine andere Wärmequelle in einen doppelwandigen Behälter aus Metall, das Kalorimeter (Fig. 1), eingebracht. Zwischen den beiden Wänden des Kalorimeters befindet sich Luft. Sobald das Tier eingebracht ist, fängt das Kalorimeter an sich zu erwärmen und mit ihm die im Mantelraum eingeschlossene Luft. Indem aber die Temperatur des Kalorimeters über die der Umgebung steigt, beginnt er

selbst wieder durch Strahlung (und Leitung) Wärme an die Umgebung zu verlieren. Schließlich wird ein Gleichgewichtszustand erreicht, dadurch gekennzeichnet, daß das Kalorimeter in der Zeiteinheit gleichviel Wärme von der Wärmequelle erhält, wie es nach außen abgibt, wobei es eine konstante Temperatur annimmt. Die Höhe dieser Temperatur wird bei gegebener Außentemperatur abhängen von der Größe der Wärmezufuhr, so daß sie als Maß für letztere dienen kann. Statt die Temperatur der im Mantelraum des Kalorimeters eingeschlossenen Luft direkt zu messen, bestimmt man als Funktion derselben ihre Ausdehnung. Hiezu wird der Luftmantel des Kalorimeters, der sonst überallhin abgeschlossen ist, durch einen Schlauch mit dem Volumschreiber *Vol* verbunden, also gewissermaßen in ein Lufthermometer verwandelt. Soll die Temperatur bezw. das Volum des Luftmantels als Maß für die hindurchgehenden Wärmemengen dienen, so muß man das Kalorimeter eichen, d. h. man muß bestimmen, welche Wärmemenge man in der Zeiteinheit zuzuführen hat, um eine gewisse Stellung des Volumschreibers zu erhalten. Dies kann etwa so geschehen, daß man eine von warmem Wasser durchflossene Schlauchschlinge in das Kalorimeter einführt und die in der Zeiteinheit durchfließende Wassermenge, ferner ihre Temperatur beim Eintritt und Austritt aus dem Kalorimeter mißt. Aus der Multiplikation der Wassermasse in die Temperaturabnahme erhält man die an das Kalorimeter abgegebenen Wärmemengen. Auf diesem Wege ist für das vorliegende Kalorimeter bestimmt worden, daß bei einer äußeren Temperatur von 17^0 ein Ausschlag des Volumschreibers von 1^0 einer stündlichen Abgabe von 250 gr-Kal. entspricht.

Bei längerdauernden Versuchen ist zu berücksichtigen, daß das Volum des Luftmantels durch Änderung des Luftdruckes sehr erheblich beeinflußt wird. Die Ablesungen bedürfen daher einer Korrektur, auf deren Ausführung aber hier nicht näher eingegangen werden kann.

Das in dem Kalorimeter eingeschlossene Tier verliert aber nicht nur Wärme durch Strahlung, sondern auch durch Leitung an die umgebende Luft und an die Unterlage, auf der es ruht. Um eine unmittelbare Übertragung auf die Wand des Kalorimeters zu verhüten, wird die Unterlage des Tieres thermisch möglichst isoliert. Wärmeleitung an die Luft läßt sich dagegen nicht vermeiden und muß berücksichtigt werden. Lüftet man nämlich den Binnenraum des Kalorimeters, wie es für ein atmendes Tier nötig ist, so strömt kalte Luft ein und warme aus; die Temperaturerhöhung der durchströmenden Luft ist das zweite Glied in der zu messenden Energiesumme. Seine Größe wird gefunden, wenn man die Masse (nicht das Volum) der in der Zeiteinheit durchströmenden Luft multipliziert mit der Temperaturdifferenz zwischen einströmender und ausströmender Luft und mit der spezifischen Wärme der Luft für konstanten Druck.

Endlich verliert das Tier auch noch Wärme, indem es Wasser aus seinem Körper verdampft. Bei guter Ventilation wird dieses Wasser nicht an der Wand des Kalorimeters kondensiert, sondern entweicht mit der Ventilationsluft und kann aufgefangen und gewogen werden, indem man die aus dem Apparate kommende Luft durch Schwefelsäure streichen läßt. Jedes Gramm dieses Wassers entspricht einer Wärmemenge von 620 gr-Kal. Dies das dritte Glied der Arbeitssumme.

Der einstündige Versuch gibt nun folgende Werte:

Gewicht des Tieres	1,669 kgr
Ausschlag des Volumschreibers	11,3 °
Ventilationsluft	265,3 l
Temperaturerhöhung desselben .	1,52 ° C
Zimmertemperatur	17,0 °
Barometerdruck	750 mm Hg
Verdunstungswasser	2,88 gr.

Daraus folgt:

1. Wärmeverlust durch das Kalorimeter $11{,}3 \times 0{,}25$ kgr-Kal. $= 2{,}825$ Kal.
2. „ durch die Ventilation $265{,}3$ l $\times 0{,}0012$ kgr $\times 1{,}52 \times 0{,}24 \frac{\text{Kal.}}{\text{kgr}} = 0{,}116$ „
3. „ durch Verdunstung $2{,}88 \times 0{,}62$ Kal. $= 1{,}785$ „

$4{,}726$ Kal.

Der Versuch zeigt, daß der durch Erwärmung der Ventilationsluft entstehende Energieverlust gering ist; dagegen stellt die durch Verdunstung entzogene Wärmemenge einen sehr ansehnlichen Bruchteil, hier mehr als $^1/_3$ der Summe, dar.

Zum Zwecke der weiteren Diskussion des Versuchsergebnisses wird man sich zunächst von der zufälligen Größe des Tieres unabhängig machen, indem man die Kaloriensumme durch das Körpergewicht dividiert. Man erhält $\frac{4{,}726 \text{ Kal.}}{1{,}669 \text{ kgr}} = 2{,}82$ Kal. pro kgr und Stunde.

Zum Vergleiche des hier gefundenen Wertes mit der Wärmeproduktion bei Warmblütern verschiedener Größe und Art sei dem Lehrbuche von Tigerstedt folgende Zusammenstellung entnommen (2. Aufl. I. S. 98):

	Körpergewicht in kg	Wärmebildung pro Kilo und Stunde
1. Mensch	70,6	1,37
2. Hund	30,4	1,47
3. „	17,7	1,875
4. „	3,1	3,55
5. Kaninchen	2,9	2,10
6. „	2,05	2,44
7. Meerschweinchen . . .	0,672	9,30

Die Zahlen für die Wärmebildung sind hier allerdings nicht direkt kalorimetrisch bestimmt, sondern aus dem Stoffwechsel berechnet. Auf die Zulässigkeit eines solchen Verfahrens und auf die Art der Berechnung wird weiter unten noch zurückzukommen sein. Kalorimetrische Bestimmungen am Menschen sind in einwandfreier Weise leider überhaupt noch nicht gemacht worden, und man ist in bezug auf ihn auf die indirekte Bestimmung (Berechnung) der Wärmeproduktion angewiesen. Es ist gewiß zu bedauern, daß die Inangriffnahme dieser wichtigen Aufgabe bisher an den beschränkten Mitteln der physiologischen Laboratorien gescheitert ist. Über die Versuche von Atwater vgl. Bch. C. 15. Dez. 1902.

Obige Tabelle lehrt zunächst, daß es sich bei der Wärmeabgabe verschiedener Warmblüter um Zahlen der gleichen Größenordnung handelt, was wohl damit zusammenhängt, daß ihre Körpertemperatur annähernd die gleiche ist. Daneben zeigt sich aber eine deutliche Abhängigkeit von der Körpergröße in dem Sinne, daß die kleinen Tiere verhältnismäßig mehr Wärme liefern.

Noch überzeugender tritt dies zutage in der folgenden Tabelle, die sich auf Hunde verschiedenen Gewichts bezieht (Rubner, Biologische Gesetze, Marburg 1887; Z. f. B. **19**, 1883, 535).

	Gewicht in Kilo	Kal. pro kgr und Stunde	Kal. pro 1 m² Oberfläche in 24 Stunden
1.	31,2	1,48	1036
2.	24,0	1,70	1112
3.	19,8	1,91	1207
4.	18,2	1,92	1097
5.	9,6	2,71	1183
6.	6,5	2,75	1153
7.	3,2	3,67	1212

Die Zahlen des dritten Stabes (Kalorien pro kgr und Stunde) nehmen mit sinkendem Körpergewicht fortwährend zu.

Es ist zu vermuten, daß die stärkere Oberflächenentwickelung der kleinen Tiere den größeren Wärmeverlust bedingt. Von ähnlichen Körpern verschiedener Größe haben die kleinen eine relativ größere Oberfläche. So hat ein Würfel von 1 l Rauminhalt und 1000 gr Masse eine Oberfläche von 600 cm^2 oder 0,6 cm^2 pro gr Masse. Dagegen ein Würfel von 1 cm^3 Rauminhalt und 1 gr Masse die Oberfläche von 6 cm^2 oder 6 cm^2 pro gr Masse. Der kleinere Würfel hat demnach eine 10 fach größere Oberfläche, bezogen auf die Masseneinheit. Was hier von geometrisch einfachen Körpern gilt, ist auch für ähnliche Tiergestalten zutreffend.

Ist die Vermutung richtig, daß die relativ größere Wärmeausgabe kleiner Tiere in erster Linie von ihrer stärkeren Oberflächenentwickelung bedingt ist, so müssen die Unterschiede verschwinden, wenn die Wärme-

ausgabe nicht auf die Einheit der Masse, sondern auf die Einheit der Oberfläche bezogen wird. Dies ist in dem letzten Stab der obigen Tabelle geschehen mit dem Erfolge, daß die so gewonnenen Zahlen nur noch Unterschiede bis zu 17 Prozent aufweisen, während das Gewicht des kleinsten Tieres sich zu dem des größten wie 1 : 10 verhält. Daraus ist zu schließen, daß in der Tat die Oberflächenentwickelung von der einschneidensten Bedeutung ist für die Größe der Wärmeausgabe.

Die Größe der Wärmeausgabe ist, soweit bekannt, noch von folgenden Veränderlichen abhängig.

Die Tierart oder Spezies ist jedenfalls von Bedeutung. Dies folgt schon aus der Erfahrung, daß die Körpertemperatur der Warmblüter nicht völlig übereinstimmt. Kleine Säugetiere und namentlich Vögel haben meist eine Eigentemperatur, die um mehrere Grade höher ist als die des Menschen. Andererseits ist bei den Monotremen die Eigentemperatur wesentlich tiefer und bei den wechselwarmen Tieren überhaupt kaum von der Umgebung verschieden. Ch. J. Martin, Phil. Trans. **195**, 1902, Krehl und Soetbeer, A. g. P. **77**, 1899, 1.

Der Einfluß des Lebensalters ist noch nicht klargestellt. Ob die große Wärmeausgabe der Kinder und junger Tiere allein durch die stärkere Oberflächenentwickelung bedingt ist, bleibt vorläufig dahingestellt. Wahrscheinlich spielen auch die mit dem Wachstum einhergehenden lebhafteren Stoffwechselvorgänge hierbei eine Rolle.

Die Wirkung der Ernährung ist bekannt. Hungernde geben weniger Wärme aus als gut Ernährte. Immerhin ist die Steigerung der Wärmeausgabe durch reichliche Nahrungszufuhr nicht sehr groß und übersteigt wohl kaum ein Drittel der Hungerausgabe. Rubner, Gesetze des Energieverbrauchs. Leipzig 1902, S. 36.

Von großem Einfluß sind Körperbewegungen. Während der ruhende oder wenig arbeitende Mensch im Tage etwa 2000—2400 Kal. ausgibt, steigt bei schwerer Arbeit der Verlust auf 4—5000 und darüber (s. u.).

Daß die Wärmeausgabe des Warmblüters von der Umgebungstemperatur abhängt, bedarf kaum der Erwähnung. Die näheren Beziehungen zwischen Außentemperatur und Wärmeverlust können aber erst bei der Besprechung der Wärmeregulation genauer erörtert werden.

Die Größe des täglichen Energieverlustes, den der Mensch durch die Wärmeausgabe erleidet, wird viel anschaulicher, wenn er in mechanischem Arbeitsmaße ausgedrückt wird. Hierzu bietet das mechanische Wärmeäquivalent die Möglichkeit. Man erhält dann für die 2000 Kalorien, die der ruhende Mensch täglich ausgibt, den Wert von 854 000 mkgr, d. h. eine Arbeit gleich der Hebung einer Tonne (1000 kgr) um 854 m. Setzt man als zu hebendes Gewicht das Körpergewicht des Menschen, etwa

71 kg, so würde dasselbe durch diese Arbeit auf 12 000 m oder 12 km gehoben werden können. Bedenkt man, daß die höchsten Berge der Erde kaum 9 km über die Meeresfläche emporragen, so erkennt man, daß der Energieverlust, zu dem der Mensch zur Erhaltung seiner Körpertemperatur gezwungen ist, die innerhalb 24 Stunden zu leistende mechanische Arbeit unter allen Umständen weitaus übersteigt.

Bei der verschwenderischen Ausgabe von Energie, die den Haushalt des Warmblüters auszeichnet, entsteht die Frage, woher er dieselbe schöpft. Ist der Satz von der Erhaltung der Energie für ihn gültig, so muß entweder der Körper zusehends von seinem Energievorrat einbüßen, oder es muß eine Quelle nachweisbar sein, aus der ein Ersatz möglich ist.

In dieser Richtung deutet schon die Erfahrung, daß hungernde Tiere beständig an Gewicht abnehmen, während durch Nahrungszufuhr trotz beständiger Energieausgabe das Körpergewicht erhalten werden kann. Freilich bedeutet die Zufuhr oder Abgabe von Masse für den Organismus an sich noch nicht einen Gewinn oder Verlust von Energie. So kann z. B. Wasser in beträchtlichen Mengen dem Körper eingeflößt oder entzogen werden, ohne daß der Energiegehalt desselben sich merklich ändert. Läßt sich aber nachweisen, daß die von dem ernährten Körper abgegebenen Stoffe von anderer Beschaffenheit sind wie die als Nahrung aufgenommenen, insbesondere daß die Umwandlungen, welche die aufgenommenen Stoffe bis zu ihrer Ausscheidung erleiden, von der Art sind, daß dabei Energie freigemacht wird, so wäre eine Quelle von Energie für den Körper nachgewiesen.

Die Gewichtsabnahme des hungernden Tieres ist nun neben dem beständigen Wasserverlust vor allem durch die ununterbrochene Ausgabe von Kohlensäure bedingt. Die Bildung dieser Säure ist ein Merkmal aller Lebensvorgänge. Die abgegebene Kohlensäure kann aber niemals durch neu zugeführte Kohlensäure ersetzt werden, sondern nur durch solche kohlenstoffhaltige Substanzen, aus denen der Körper unter Mitwirkung des Sauerstoffes der Luft Kohlensäure zu erzeugen vermag. Es handelt sich um einen Prozeß, der als Oxydation oder Verbrennung bezeichnet wird.

In dieser Bedingung liegt eine Beschränkung für die Auswahl der Nahrung. Denn es zeigt sich, daß eine große Zahl organischer Verbindungen, die bei der Verbrennung im Laboratorium Kohlensäure liefern, im Organismus nicht verwertet werden können, weil er nicht im stande ist, sie zu oxydieren. Dahin gehören z. B. alle Kohlenwasserstoffe, sowohl der aliphatischen wie der aromatischen Reihe. Die aromatischen Kohlenwasserstoffe entfalten außerdem auch giftige Wirkungen.

Den chemischen Angriffen des Organismus zugänglicher zeigen sich im allgemeinen zahlreiche Abkömmlinge der Kohlenwasserstoffe, die Alkohole, Aldehyde, organischen Säuren, Ester und ätherartigen Verbindungen; doch kommen auch unter diesen viele Verbindungen als Nahrungsstoffe nicht in Betracht, weil sie entweder im Organismus zu schwer, bezw. zu

langsam verbrennen, oder daneben noch schädliche Wirkungen erzeugen. So wird zwar der Äthylalkohol zu Kohlensäure verbrannt; daneben entfaltet er jedoch seine narkotisierende Wirkung. Andere Stoffe, wie die Alkaloide, sind giftig, wieder andere ätzend und dgl. mehr.

So bleibt denn schließlich von der sehr großen Zahl organischer Verbindungen, die dem Organismus als Kohlensäurebildner dienen könnten, nur eine relativ kleine Auswahl übrig, die als Nahrungsstoffe gelten können. Dieselben zerfallen ihrer chemischen Konstitution nach in drei Gruppen.

Die erste dieser Gruppen bilden die Fette. Sie sind die Fettsäureester des Glycerins, d. h. Verbindungen, in denen die drei Hydroxylwasserstoffe des Glycerins durch die Radikale der Palmitin-, Stearin-, oder Ölsäure vertreten sind.

Glycerin $C_3H_5(OH)_3$
Palmitinsäure $C_{15}H_{31}COOH$
Stearinsäure $C_{17}H_{35}COOH$
Ölsäure $C_{17}H_{33}COOH$
Tripalmitin $= (C_{15}H_{31}COO)_3C_3H_5$ u. s. w.

Tripalmitin und Tristearin sind bei Zimmertemperatur fest, Trioleïn flüssig. Je nach den Mengenverhältnissen, in denen diese drei Fette miteinander gemischt sind, entstehen Gemenge von wechselndem Schmelzpunkt, der um so tiefer liegt, je mehr Trioleïn in dem Gemisch enthalten ist. Flüssige Fette werden als Öle bezeichnet. Die Fette sind farblos oder gelblich gefärbt, im reinen Zustande geruchlos. Bei Anwesenheit von Sauerstoff, namentlich im Lichte, zersetzen sie sich allmählich und nehmen den Geruch nach freier Fettsäure an, sie werden ranzig.

Die Fette sind praktisch in Wasser unlöslich und daher auch geschmacklos; da sie leichter sind als Wasser, so schwimmen sie auf demselben, ohne sich mit ihm zu vermischen. Durch Schütteln kann vorübergehend eine Aufschwemmung oder Emulsion im Wasser erzeugt werden, die aber bald wieder zusammenfließt. Ist dagegen im Wasser freies Alkali enthalten, so wird ranziges Öl viel leichter und in dauerhafter Weise emulgiert. In heißem Alkohol sind die Fette ziemlich leicht löslich, scheiden sich aber beim Abkühlen zum Teil kristallinisch wieder aus. In Äther und Chloroform sind Fette sehr leicht löslich. Papier wird durch Fette und Öle durchsichtig gemacht, es entsteht ein sog. Fettfleck. Werden Fette bei ungehindertem Sauerstoffzutritt erhitzt, so verbrennen sie mit stark leuchtender und rußender Flamme. Bei vollständiger Verbrennung zerfallen sie glatt zu Kohlensäure und Wasser.

Die zweite dieser Gruppen umfaßt die als Kohlenhydrate bezeichneten Stoffe. Die einfachsten Glieder dieser Gruppe sind fünfwertige Aldehyd- oder Ketonalkohole von der empirischen Zusammensetzung $C_6H_{12}O_6$. Da in ihnen Wasserstoff und Sauerstoff in demselben Mengenverhältnis wie im Wasser vorhanden sind, hat man sie früher als Hydrate

des Kohlenstoffes aufgefaßt und sie demgemäß bezeichnet. Die Körper dieser Gruppe sind kristallinische, farblose und geruchlose, mehr oder weniger stark süß schmeckende Substanzen, die sich im Wasser leicht, in Alkohol weniger, in Äther gar nicht lösen.

Neben den Körpern von der Zusammensetzung $C_6H_{12}O_6$, die als Hexosen, einfache Zucker- oder Monosaccharosen bezeichnet werden, enthält die Gruppe noch zahlreiche Verbindungen, in denen zwei oder mehrere Moleküle der einfachen Zucker unter Wasseraustritt vereinigt sind. Diese ätherartigen Anhydride der Monosaccharosen werden als Disaccharide bezw. Polysaccharide bezeichnet. Als die höchsten Glieder dieser Polymerisationen gelten die pflanzliche und tierische Stärke (Amylum, Glykogen) und die Cellulose. Zwischen diesen und den Disacchariden stellen die verschiedenen Dextrine die Zwischenstufen dar.

Je größer das Molekül eines Kohlenhydrates ist, desto geringer ist im allgemeinen seine Löslichkeit in Wasser. Cellulose ist in Wasser unlöslich, pflanzliche Stärke quillt in heißem Wasser zu Kleister auf, der in der Kälte zu einer Gallerte gesteht. Die Poly- und Disaccharide werden durch verschiedene Einwirkungen unter Wasseraufnahme zu einfacheren Molekülen bezw. zu Monosaccharosen gespalten (Hydrolyse). Beim Rohrzucker wird diese Umwandlung als Inversion bezeichnet. Die Monosaccharosen werden von vielen Spalt- und Sproßpilzen unter Oxydation zerlegt oder vergoren. Die stark reduzierende Wirkung der einfachen Zucker in heißen alkalischen Lösungen wird später noch erörtert werden. Die Kohlehydrate bräunen sich beim Erhitzen, entwickeln den Geruch nach Karamel und verbrennen schließlich ohne Rückstand. In den Verbrennungsgasen läßt sich Kohlensäure nachweisen.

Die dritte und letzte Gruppe von Nahrungsstoffen bilden die Eiweißkörper. Sie sind im trockenen Zustande weiße oder gelbliche, amorphe, seltener kristallinische Körper. Manche von ihnen sind in reinem Wasser wenigstens in beschränktem Maße löslich, andere sind unlöslich, aber quellbar. Die Konstitution der Eiweißkörper ist unbekannt und selbst ihre prozentische Zusammensetzung nur ungefähr ermittelt, weil die Darstellung reiner Eiweißkörper im Sinne der Chemie, auf bisher noch nicht überwundene Schwierigkeiten stößt. Dazu kommt, daß es zweifellos sehr viele Eiweißkörper von ähnlicher aber nicht identischer Zusammensetzung gibt. Als mittlere prozentische Werte können folgende Zahlen gelten:

C	53 %
H	7 %
O	23 %
N	16 %
S	1 %
	100 %.

Die Eiweißkörper bestehen demnach zu etwa $^1/_6$ ihres Gewichtes aus Stickstoff; sie enthalten ferner stets kleine Mengen Schwefel. Das Eiweißmolekül ist jedenfalls sehr groß und seine Konstitution eine sehr verwickelte. Dies folgt schon aus seinen zahlreichen später noch genauer zu betrachtenden Spaltungsprodukten sowie aus der Erfahrung, daß es in sehr verschiedener Weise an chemischen Reaktionen Anteil nehmen kann, bald mit dem Charakter einer Säure, bald mit dem einer Base. Zahlreiche Stoffe wirken daher auf dasselbe verändernd ein, namentlich wird es leicht aus seinen wässerigen Lösungen ausgefällt. Die verschiedenen zur Konservierung anatomischer Präparate benutzten Lösungen sind sämtlich solche Fällungsmittel. Den Eiweißlösungen eigentümlich ist ferner ihre Empfindlichkeit gegen Temperaturen zwischen 50 und 80°. Namentlich bei schwach saurer Reaktion und nicht zu geringem Salzgehalt der Flüssigkeit werden die meisten Eiweißlösungen in den geronnenen oder koagulierten Zustand übergeführt, aus dem sie beim Abkühlen nicht mehr in den ursprünglichen, genuinen oder nativen zurückkehren.

Erhitzt man trockenes Eiweiß auf dem Platinblech, so verkohlt es unter starker Gasentwickelung, wobei der Geruch nach verbranntem Horn oder Haar auftritt; schließlich verbrennt es unter Zurücklassung eines Aschenrestes, der selbst den bestgereinigten Eiweißpräparaten anhängt. Es ist daher fraglich, ob es überhaupt aschefreies Eiweiß gibt, bezw. ob Eiweiß ohne Dazwischenkunft von Aschenbestandteilen in Wasser löslich ist. Unterwirft man Eiweiß in einer Röhre der trockenen Destillation, so ist das Auftreten von Ammoniakdämpfen durch den Geruch oder durch die Bläuung von Lackmuspapier leicht nachzuweisen. Da sich später wiederholt Gelegenheit bieten wird, auf die verschiedenen Eiweißarten und deren Reaktionen einzugehen, so mag diese allgemeine Übersicht vorläufig genügen.

Mit den Repräsentanten der drei Gruppen sind die kohlenstoffhaltigen Verbindungen erschöpft, die als Nahrungsstoffe in dem oben definierten Sinne gelten können. Indem der lebende Organismus sie oxydiert (verbrennt), gewinnt er aus ihnen Wärme. Es frägt sich, ob dieser Wärmegewinn ausreicht, den Wärmeverlust aufzuwiegen, dem der Warmblüter ohne Unterlaß ausgesetzt ist.

Hierzu bedarf es neben der Ermittelung der innerhalb einer bestimmten Periode aufgenommenen Mengen von Nahrungsstoffen der Kenntnis der Wärmemengen, die sie zu liefern im stande sind.

Bei der Bedeutung, welche die Kenntnis des Wärme- oder Energiegehaltes der Nahrungsstoffe für eine große Zahl von Fragen ärztlicher, technischer und landwirtschaftlicher Art besitzt, ist der Bestimmung dieses Wertes große Sorgfalt zugewendet worden und es ist das Verdienst Berthelots, eine Methode geschaffen zu haben, welche eine recht genaue Be-

stimmung für eine überaus große Zahl von Substanzen verschiedenen Aggregatzustandes ermöglicht. Sie besteht darin, daß in einem dicht schließenden Gefäß, der sog. kalorimetrischen Bombe, eine gewogene Menge der Substanz in Sauerstoff von 24 Atm. Druck durch den elektrischen Strom entzündet und zur Verbrennung gebracht wird. Näheres über die Methode siehe Stohmann, Journ. f. prakt. Chemie **39**, 1889, 509 und Ostwald, Allgemeine Chemie, Leipzig 1893, IIa, 367.

Die Bombe, welche sich durch den Verbrennungsprozeß erwärmt, ist in ein Wasserbad versenkt, aus dessen Temperaturzunahme die entwickelten Wärmemengen gefunden werden. Die nachstehende Tabelle gibt die in kgr-Kal. gemessenen Wärmemengen, welche durch Verbrennung von je 1 gr der betreffenden Substanz gewonnen werden. Alle Zahlen beziehen sich auf wasserfreie Substanz.

Verbrennungswärme in kgr-Kalorien pro g Substanz.

Wasserstoff	34,5		
Kohlenstoff	7,9		
Schwefel	2,2		
Stearinsäure	9,4—9,7		
Tierfett	9,4—9,5		
Butterfett	9,2		
Olivenöl	9,3—9,4		
Stärke	4,1—4,2		
Rohrzucker	3,9—4,0		
Milchzucker	3,9		
Maltose	3,9		
Dextrose	3,7—3,8		
Alkohol	7,1—7,3		
Glycerin	4,3		
Kleber	6,0		
Legumin	5,8		
Serumalbumin	5,9		
Eieralbumin	5,6—5,7		
Milchkasein	5,9		
Glutin	5,4—5,5		
Pepton	5,3		
Harnstoff	2,5		
Muskeleiweiß	5,75	Nutzeffekt	4,4
Muskel	5,3		4,0
Körpereiweiß			3,8

Zu oberst stehen die Verbrennungswärmen dreier Grundstoffe, H, C und S, von welchen der Wasserstoff bei weitem die größte ergibt. Dann folgt eine Gruppe von Substanzen, die zu den Fetten gehören. Ihre Verbrennungswärmen schwanken zwischen 9,2 und 9,7. Es folgen fünf Körper aus der Gruppe der Kohlenhydrate, die ebenfalls nahe übereinstimmende Verbrennungswärmen aufweisen, zwischen 3,7 bis 4,2. Eine letzte Gruppe enthält Beispiele von Eiweißkörpern, deren Verbrennungswärmen sich in den Grenzen von 5,3 bis 6,0 bewegen. Vgl. die Tabellen von Landolt und Börnstein.

Man sieht, daß Substanzen von ähnlicher chemischer Zusammensetzung auch naheliegende Werte der Verbrennungswärme besitzen und es ist nicht schwer zwischen diesen beiden Tatsachen Beziehungen aufzufinden. Zunächst ist ersichtlich, daß die Verbrennungswärmen um so größer sind, je weniger O die Substanz im Molekül bereits besitzt, je mehr sie also davon bei der Oxydation verbraucht. So enthält z. B. das Tristearin ($C_{57}H_{110}O_6$) bei einem Molekulargewicht von 890 nur 10,78 % Sauerstoff, Dextrose und Rohrzucker bezw. 53,33 % und 49,15 %, während die Eiweißkörper mit einem Sauerstoffgehalt von 21—23 % in der Mitte stehen. Neben dem geringen Sauerstoffgehalt kommt bei den Fetten weiterhin der große Gehalt an Wasserstoff hinzu, um bei der großen Verbrennungswärme des Wasserstoffes auch die Verbrennungswärme der Substanz in die Höhe zu treiben.

Ob der Organismus im stande ist, den gesamten Energiegehalt eines Nahrungsstoffes sich nutzbar zu machen, hängt nur davon ab, ob er ihn völlig zu oxidieren vermag. Für die Fette und Kohlenhydrate ist dies zweifellos der Fall. Es wurde schon erwähnt, daß bei der Atmung der Tiere nicht nur eine Abgabe von Wasserdampf, sondern auch von Kohlensäure stattfindet. Durch Versuche, auf deren Technik erst bei einer späteren Gelegenheit eingegangen werden kann, läßt sich zeigen, daß ein nur mit Fett oder Kohlenhydraten gefüttertes Tier den Kohlenstoff dieser Substanzen quantitativ als Kohlensäure zur Ausscheidung bringt und demgemäß auch den Wasserstoff vollständig zu Wasser oxydiert.

Anders steht die Sache bei den Eiweißkörpern. Hier ist die Zerstörung im Innern des Organismus insofern abweichend von der im Verbrennungsapparat, als regelmäßig gewisse Reste schlackenartig zurückbleiben, welche nicht weiter zerlegt werden können und durch Harn und Fäces zur Ausscheidung gelangen. Das bekannteste dieser Abfallsprodukte ist der Harnstoff $CO(NH_2)_2$, der bei einem Stickstoffgehalt von 47 % selbst noch eine vom Organismus nicht ausnützbare Verbrennungswärme von 2,5 Kal. pro Gramm besitzt. Würde der ganze etwa 1/6 ihres Gewichts betragende Stickstoff der Eiweißkörper als Harnstoff zur Ausscheidung kommen, so würde von jedem gr Eiweiß etwa 1/3 gr Harnstoff zurück-

bleiben mit einer Verbrennungswärme von ungefähr 0,83, so daß nur 4,5 bis 5,0 Kalorien aus dem Eiweiß zu gewinnen wären.

In Wirklichkeit ist nun die Zahl der nicht weiter oxydierbaren Abfallprodukte eine recht große und es würde kaum möglich sein für alle diese zum Teil noch wenig bekannten und schwer quantitativ bestimmbaren Körper Korrekturen anzubringen. Rubner hat daher den zweckmäßigen Ausweg gebraucht für den aus einer gleichförmigen Kost entstehenden Harn und Kot die gesamte Verbrennungswärme zu bestimmen und ihn von der Verbrennungswärme der zugehörigen Nahrung abzuziehen. Auf diese Weise sind die Zahlen in Stab 2 der obigen Tabelle gewonnen, welche den Nutzeffekt für die bei Hunden gut durchführbare gleichförmige Beköstigung mit ausgelaugtem, sowie mit frischem möglichst fettfreiem Fleisch darstellen. Endlich fand Rubner für das im Hunger vom Körperbestand eingeschmolzene Eiweiß einen etwas niedereren Nutzwert als für gefüttertes Fleisch, was er geneigt ist auf eine andere Zersetzungsart des Körpereiweißes zu beziehen. Z. f. B. **21**, 1885, S. 308, 319, 328.

Vor weiteren Erörterungen wird es zweckmäßig sein einen Einwand zu besprechen, der gegen die Gleichstellung der Verbrennungswärme innerhalb und außerhalb des Tieres gemacht werden könnte. Tatsächlich verläuft die Verbrennung im Tierkörper weniger stürmisch und nicht mit Feuererscheinung, wie in der Bombe, und man könnte daher geneigt sein, eine entsprechende Verschiedenheit der Verbrennungswärme anzunehmen. Dies trifft aber nicht zu. Es kommt für den zu erzielenden Energiegewinn nicht auf die Art der Oxydation, sondern nur auf die Natur der Oxydationsprodukte an. Sind diese gleich, so wird dieselbe Energiemenge gewonnen, wie verschieden sonst auch der Prozeß ablaufen mag. Dies erhellt z. B. sehr deutlich aus den Versuchen von Rubner, in welchen die Verbrennungswärme des Harnstoffes auf zwei verschiedenen Wegen bestimmt wurde, durch Verbrennung im gewöhnlichen Sinne und durch Oxydation auf nassem Wege mittelst unterbromigsaurem Natron, und welche bis auf 0,4 % übereinstimmende Werte ergeben haben. Z. f. B. **21**, 1885, 291.

Mit der Kenntnis der Verbrennungswärmen bezw. der Nutzeffekte der verschiedenen Nahrungsstoffe sind die Voraussetzungen gegeben für die Aufstellung einer Bilanz zwischen den zugeführten und den verlorenen Energiemengen. Die durch Zersetzung der Nahrung freiwerdenden Wärmemengen sind als Aktiva, die während derselben Zeit vom Körper abgegebenen Wärmemengen als die Passiva zu buchen. Vorausgesetzt wird hierbei erstens, daß die aus der Nahrung stammenden Energiemengen innerhalb der Beobachtungsdauer des kalorimetrischen Versuches vollständig freigemacht werden und zweitens, daß von der aufgenommenen Nahrung nichts ungenutzt bleibt.

Was die erste Voraussetzung betrifft so ist sie für den Fleischfresser erlaubt, wenn man eine 24-stündige Versuchsdauer wählt. Die wenig voluminöse, für den täglichen Bedarf ausreichende Nahrungsmenge kann in einer einzigen Fütterung aufgenommen werden und wird erfahrungsgemäß in der nachfolgenden 24-stündigen Beobachtungszeit vollständig zerlegt.

Was die zweite Voraussetzung anbelangt, so läßt sie sich nicht streng erfüllen. Der hierdurch entstehende Fehler kann aber eliminiert werden, indem man eben bestimmt, wieviel von der Nahrung, eventuell darüber hinaus noch von der Körpersubstanz zerlegt worden ist. Auf die Technik dieser Versuche einzugehen, ist hier nicht der Ort; es wird darauf weiter unten zurückzukommen sein. Hier wird es genügen zu sagen, daß neben der Ermittelung der zugeführten Nahrung nach ihrer Quantität und Zusammensetzung noch einhergehen muß die Untersuchung der Ausscheidungen durch die Ventilationsluft, durch Harn und Kot. Sind alle diese Daten bekannt, so ist auch feststellbar, wieviel Fett, Eiweiß oder Kohlehydrate aus der Nahrung bezw. aus dem Körperbestande zerlegt worden ist.

Auf diesem Wege sind die Zahlen gewonnen, die Rubner im Jahre 1893 veröffentlicht hat (Z. f. B. **30**, 135) und die ihrer Wichtigkeit halber in nachstehender Tabelle angeführt sind.

Zufuhr	Zahl der Tage	Summe der berechneten Wärme. Aktiva	Summe der direkt bestimmten Wärme. Passiva	Differenz in Prozent	Prozent-Differenz im Mittel
Hunger . . .	5	1296,3	1305,2	+ 0,69	— 1,42
	2	1091,2	1056,6	— 3,15	
Fett	5	1510,1	1495,3	— 0,97	— 0,97
Fleisch u. Fett .	8	2492,4	2488,0	— 0,17	— 0,42
	12	3985,4	3958,4	— 0,68	
Fleisch. . . .	6	2249,8	2276,9	+ 1,20	+ 0,43
	7	4780,8	4769,3	— 0,24	

Im Gesamtdurchschnitt aller, über 45 Tage sich erstreckenden Versuche sind nach der kalorimetrischen Methode nur um 0,47 % weniger Wärme gefunden worden, als die Berechnung der Verbrennungswärme der zersetzten Körper- und Nahrungsstoffe ergeben hat.

Daraus folgt, daß das tierische Leben seinen Energiebedarf aus Verbrennungsprozessen deckt und daß es in allen seinen Geschehnissen dem Satze von der Erhaltung der Energie unterworfen ist. Es ist ferner zu schließen, daß in den Fällen, wo die Energie des Lebensprozesses sich

nicht nur in Wärmebildung, sondern auch noch in anderen Arbeiten äußert, die Summe der ausgegebenen Energie ebenfalls nicht größer sein wird, wie die durch die Nahrung aufgenommene. Die Lebenserscheinungen stellen sich damit für die wissenschaftliche Betrachtung auf gleiche Stufe mit den Vorgängen in der leblosen Natur, so daß die Einheitlichkeit der Forschungsmethode gerechtfertigt ist.

Der Wissenschaft, die sich die Erforschung des Lebens zur Aufgabe macht, sind alle Äußerungen desselben gleich wichtig. Es ist an sich also auch gleichgültig, wo die Betrachtung und Untersuchung einsetzt. Nachdem erkannt worden war, daß alle pflanzlichen und tierischen Lebewesen sich in letzter Linie aus Zellen und Zellabkömmlingen zusammensetzen, hat es nicht an Stimmen gefehlt, welche das Studium der Lebenserscheinungen an diesen Elementarorganismen als das allein Aussichtsvolle bezeichneten. Und es kann wohl kein Zweifel bestehen, daß mit der Kenntnis der Lebenserscheinungen in der Zelle ein Fortschritt von größter Bedeutung gegeben sein würde, indem sich die Veränderungen in den Geweben, Organen und vielzelligen Organismen voraussichtlich nur als ein Spezialfall des elementaren Problems darstellen würden.

Wenn der historische Entwickelungsgang der Physiologie ein anderer gewesen ist, so hat dies seine guten Gründe. Es liegt dies nicht allein an dem begreiflichen Interesse, das der Mensch den Vorgängen in seinem eigenen Körper entgegenbringt, sondern vor allem in der Unzulänglichkeit der Methoden. Jede Forschung stößt schließlich auf unüberwindliche Hindernisse, wenn die zu untersuchenden Massen und ihre Wirkungen unter gewisse Grenzwerte herabgehen. Dies ist aber für die Vorkommnisse in den einzelnen Zellen die Regel. Bessere Aussichten eröffnen sich, wenn man gleichartig gebaute Gewebe oder Organe der Untersuchung unterwirft. Doch sind auch da die Schwierigkeiten noch ganz gewaltige. Wie aus den vorstehenden Betrachtungen über den Energiewechsel des Warmblüters mit größter Wahrscheinlichkeit hervorgeht, vollbringen alle Lebewesen ihre Leistungen auf Kosten chemischer Energie. Bei der Wärmeleistung ist der Vorgang einigermaßen durchsichtig. Dagegen ist noch völlig dunkel, durch welche Einrichtungen die mannigfachen sonstigen Arbeiten der Lebewesen ermöglicht werden. Weder die Kenntnis der Strukturen, noch der chemischen Zusammensetzung ist gegenwärtig zum Verständnis ausreichend. Relativ am besten bekannt sind Beschaffenheit und Eigenschaften der Lösungen, welche in den höheren Tierformen die Zellen allenthalben umspülen. Da diese Lösungen außerdem für sehr viele wichtige Vorgänge im Innern des Körpers eine vermittelnde Rolle spielen, so sei ihnen zuerst die Aufmerksamkeit zugewendet.

Zweiter Teil.

Das Blut.

Der menschliche Körper besteht zu etwa 60 % seines Gewichts aus Wasser. Dasselbe ist teils als Quellungswasser in festen Substanzen gelöst, teils bildet es selbst Lösungen verschiedener Zusammensetzung innerhalb und außerhalb der Zellen. Von letzteren, den interzellularen Lösungen finden sich zwei in großer Menge und Verbreitung. Die eine als Gewebsflüssigkeit oder Lymphe bezeichnete kann man aus oberflächlichen Wunden sofort oder nach vorgängiger Blutung in Gestalt einer klaren, schwach gelblich gefärbten Flüssigkeit austreten sehen; die andere durch ihre rote Farbe ausgezeichnete heißt Blut. Obwohl nun die Lymphe einen recht erheblichen Teil der im Körper vorhandenen Lösungen darstellt, hält es doch schwer eine größere, zur Untersuchung geeignete Menge derselben zu gewinnen. Sie erfüllt die engen Spalträume der Gewebe unter so geringem Drucke, daß nur kleine Mengen aus einer Wunde hervortreten. Dagegen kann man von dem Blute, das sich in weiten Kanälen unter ziemlich hohem Druck bewegt, leicht größere Mengen ablassen.

Entnimmt man einer Arterie und einer Vene je eine Blutprobe, so findet man die beiden Flüssigkeiten von ähnlicher aber nicht identischer Beschaffenheit. Zunächst fällt auf, daß das Blut in der Arterie unter höherem Druck steht und daher in starkem Strahl austritt. Seine Farbe ist heller rot wie die des venösen Blutes, doch ist die Differenz keine konstante und in hohem Grade von der Atmungstätigkeit des Tieres abhängig. Bei ungenügender oder fehlender Atmung kann das Blut dunkelrot, fast schwarz werden; niemals zeigt jedoch das Blut jene blaue Farbe, in der die Venen durch die unverletzte Haut hindurch erscheinen. Dieses Blau entsteht durch Interferenz der Lichtstrahlen in der Haut, die sich als trübe, durchscheinende Schicht über die dunklen Gefäße breitet. Es

hat dieselbe Ursache, wie das Blau der pigmentlosen Iris, das Blau des Himmels und anderer trüber Medien. Man vgl. Brücke, Physiologie der Farben. Leipzig 1887, S. 104.

Zur näheren Untersuchung des Blutes seien außer den beiden vorgenannten Proben noch folgende vier dem Tiere entnommen:

3. Ein Volum Blut, gemischt mit dem gleichen Volum einer Kochsalzlösung von 10 %.
4. Acht Teile Blut, gemischt mit zwei Teilen einer Lösung von Kaliumoxalat von 1 %.
5. Eine Probe Blut ohne Zusatz.
6. Eine weitere Menge, die während des Ausfließens und einige Minuten hinterher durch Rühren und Schlagen mit einem Stabe in beständiger Bewegung erhalten wird.

Betrachtet man diese Proben etwa eine Viertelstunde nach dem Aderlaß, so findet man die Proben 3 und 4 flüssig, Probe 6 hat sich infolge des Schlagens mit Schaum bedeckt und einige Flocken oder Fäden abgeschieden, die an dem Stabe haften; im übrigen hat es flüssige Beschaffenheit. Die Proben 1, 2 und 5 haben ihre Beweglichkeit eingebüßt und die Beschaffenheit einer Gallerte angenommen; sie sind „geronnen". Geronnenes Blut haftet ziemlich fest an den Wänden der Gefäße; man kann diese umstürzen, ohne daß das Gerinnsel herausfällt. Die Proben 3, 4 und 6 verändern sich auch später nicht mehr; sie bleiben dauernd flüssig.

Das flüssige Blut hat nach seinen färbenden Eigenschaften betrachtet den Charakter einer Deckfarbe, d. h. es ist im durchfallenden Licht dunkel, in dickeren Schichten völlig undurchsichtig, im auffallenden Licht dagegen hell, also stark lichtreflektierend. Diese Eigenschaften der Deckfarben rühren davon her, daß der Farbstoff in ihnen nicht gelöst, sondern aufgeschwemmt ist; er bildet eine farbige Suspension in einem farblosen oder nur wenig gefärbten Verdünnungsmittel. Das optische Verhalten des Blutes läßt somit von vornherein die gleiche Konstitution erwarten. In der Tat sieht man, wenn flüssiges Blut längere Zeit sich überlassen bleibt, eine Scheidung eintreten in einen roten auf dem Boden sich sammelnden Niederschlag, die sog. Blutkörperchen und in eine darüber stehende klare, schwach gelb gefärbte Flüssigkeit, das Serum. Eine Scheidung in zwei Bestandteile tritt auch am geronnenen Blut nach einiger Zeit hervor insofern, als die rote Gallerte einen eigentümlichen Schrumpfungsprozeß eingeht, wobei ebenfalls eine Flüssigkeit von dem oben beschriebenen Aussehen austritt. Das geschrumpfte Gerinnsel wird als Blutkuchen bezeichnet.

Zur Trennung der Blutkörperchen des ungeronnenen Blutes von der Flüssigkeit ist das freiwillige Absitzen der spezifisch schwereren Körperchen zwar ein sicheres aber langwieriges Mittel. Die Differenz der spezi-

fischen Gewichte zwischen Flüssigkeit und Körperchen ist klein, die ihrer Bewegung entgegenstehenden Reibungswiderstände dagegen sehr groß. Man kann die Senkung beschleunigen entweder indem man die Reibung vermindert — Verdünnung des Blutes mit Salzlösungen von passender Konzentration — oder indem man die beschleunigende Kraft vergrößert, wozu man die Zentrifugalkraft benützt. Durch Ausschleudern des Blutes auf einer Zentrifuge geeigneter Konstruktion läßt sich ein rasches und vollständiges Senken der Blutkörperchen erzielen.

Der rote Bodensatz des ungeronnenen Blutes unterscheidet sich nun von dem Kuchen des geronnenen dadurch, daß er nur aus einer Anhäufung von Körperchen besteht, welche durch die geringste Erschütterung mit der Flüssigkeit wieder vermischt werden können. Im Gegensatz hierzu ist der

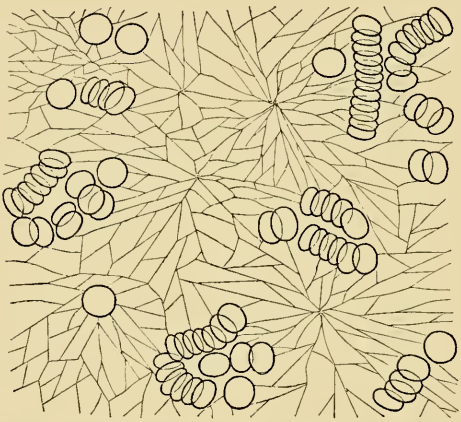


Fig. 2. Geronnenes menschliches Blut. Nach Schiefferdecker, Gewebelehre II. Braunschweig 1891, S. 378.

Blutkuchen von derber Konsistenz; eine Verteilung durch Schütteln ist nicht möglich. Als Grund für diesen festen Zusammenhalt lehrt die mikroskopische Untersuchung des Blutkuchens das Vorhandensein eines Fadennetzes kennen, welches die Blutkörper allenthalben umspinnt und unter dem Namen Fibrin oder Faserstoff bekannt ist (Fig. 2).

In anderer Form läßt sich dieser Faserstoff gewinnen, wenn man das aus der Ader kommende Blut durch Schlagen in Bewegung erhält. Das schlagende Stäbchen überzieht sich nach kurzer Zeit mit einer faserigen, leicht zerreißlichen, elastischen Masse von blaßroter Farbe, die sich durch längeres Waschen mit Wasser und Auspressen in Gestalt fast rein weißer Flocken gewinnen läßt. Die Menge des auf diese Weise abzuscheidenden Faserstoffes beträgt etwa 2—3 pro Mille des Blutgewichtes. Nach Ab-

scheidung dieser kleinen Menge Faserstoffes bleibt das geschlagene oder defibrinierte Blut dauernd flüssig.

Seiner chemischen Beschaffenheit nach ist das Fibrin ein Eiweißkörper. Durch das Millonsche Reagens wird es rot, durch Salpetersäure gelb gefärbt, in Pepsinchlorwasserstoffsäure wird es gelöst, wobei die charakteristischen Spaltungsprodukte des Eiweißes, die sog. Albumosen und Peptone auftreten.

Wie vorstehende Versuche ergeben, läßt sich sowohl das spontan geronnene wie das defibrinierte Blut in drei Bestandteile trennen:

1. Den roten Niederschlag oder die Blutkörperchen,
2. den Faserstoff des Blutes,
3. das Blutwasser oder Serum.

An den Blutarten, die durch Zusätze (NaCl, $K_2C_2O_4$) ungerinnbar gemacht sind, gelingt dagegen nur eine Scheidung in zwei Bestandteile, in den roten Bodensatz und die darüberstehende Flüssigkeit.

Gelingt es, in dem künstlich ungerinnbar gemachten Blute noch nachträglich die Gerinnung einzuleiten, so läßt sich eine Beziehung zwischen den beiden Blutarten herstellen und aussagen, ob der Faserstoff aus der Flüssigkeit oder den Körperchen des ungeronnenen Blutes hervorgeht.

In der Tat ist es möglich, die an der Gerinnung verhinderten Blutproben noch nachträglich zur Gerinnung zu bringen durch Mittel, welche nicht für jede Art ungeronnenen Blutes dieselben sind. Nimmt man z. B. das durch Zusatz starker Kochsalzlösung ungerinnbar gemachte Blut, trennt es in Körperchen und Flüssigkeit und verdünnt letztere mit Wasser auf das 4- bis 5-fache, so tritt nach einiger Zeit Gerinnung auf[1]), wobei die Flüssigkeit genau so wie vollständiges Blut in eine elastische Sülze oder Gallerte verwandelt wird, welche nach längerer Zeit unter Schrumpfung ein Serum auspreßt. Durch Auspressen in einem Tuche kann man auch sofort aus dem frischen Gerinnsel den in ihm enthaltenen Faserstoff gewinnen. Der Versuch lehrt, daß bei der Gerinnung der Faserstoff aus der Blutflüssigkeit abgeschieden wird, deren Rest als Serum zurückbleibt. Die Flüssigkeit des ungeronnenen Blutes kann daher nicht dem Serum gleichgestellt werden. Sie ist Serum plus der noch in Lösung befindlichen Vorstufe des Faserstoffs; sie wird als Plasma bezeichnet. Man hat daher zu unterscheiden:

Ungeronnenes Blut:	Blutkörperchen	Plasma	
Geschlagenes Blut:	Blutkörperchen	Faserstoff	Serum
Geronnenes Blut:	Blutkuchen		Serum.

[1]) Wooldridge, Die Gerinnung des Blutes. Leipzig 1891, S. 8.

Die Blutkörperchen.

Bei Betrachtung eines Bluttröpfchens unter dem Mikroskope fallen zunächst in ungeheuerer Menge vorhandene gefärbte Scheiben in die Augen, welche als rote Blutkörperchen oder Erythrocyten bezeichnet werden. Im unverdünnten Blute legen sich die Scheiben gern mit ihren Flächen aneinander, wodurch geldrollenartige Gebilde entstehen. Ihre Farbe ist nur in dicken Schichten rot; in dünnen gelblich. Solche Änderungen der Sättigung mit der Schichtdicke zeigen indessen alle Farben, so daß es nicht nötig erscheint, näher darauf einzugehen. Die Erythrocyten des Menschen sind kreisrunde flache Scheiben von etwa 8 μ Durchmesser und 2 μ Dicke. Die flache Seite ist nicht eben, sondern in der Mitte eingedellt, so daß das Körperchen einer Zerstreuungslinse ähnelt. Dies äußert sich auch bei der mikroskopischen Betrachtung von der Fläche her, insofern als bei hoher Einstellung das von dem konvexen Rande entworfene reelle Bild der Lichtquelle als heller Ring gegen die dunkle Mitte absticht, während bei tiefer Einstellung das der zerstreuenden Mitte des Körperchens entsprechende virtuelle Bild zu einer Aufhellung der Mitte führt.

Die Blutkörper sind nicht als starre Gebilde zu betrachten. Sie bestehen zu etwa zwei Drittel ihres Gewichtes aus Wasser (32 % Trockensubstanz nach C. Schmidt, vgl. H. Vierordt, Tabellen. Jena 1893, S. 130). Sie sind weich d. h. leicht deformierbar, zugleich aber auch elastisch, so daß sie nach Aufhören der deformierenden Kräfte sofort in ihre normale Form zurückkehren. Man kann sie daher wohl nicht als mit Flüssigkeit gefüllte Bläschen betrachten, obwohl von einer Struktur an ihnen nichts wahrgenommen werden kann. Ihre Weichheit und Elastizität deutet vielmehr auf eine gequollene, gallertige Beschaffenheit. Für diese Anschauung spricht auch die Erfahrung, daß innerhalb der Körperchen nicht selten Abscheidung von Flüssigkeit in Form von feinen Tröpfchen oder Vakuolen zu beobachten ist. (Vgl. hierzu Gürber, A. f. P. 1890, 401; von Ackeren, Diss. Würzburg 1894.)

Die Blutkörperchen der Säuger sind wie die des Menschen kernlos, homogen, rund und flach und fast immer kleiner als die des Menschen. Nur der Elefant, das Walroß und die Edentaten haben größere. Die Blutkörper der kamelartigen Tiere sind elliptisch. Alle übrigen Wirbeltiere haben elliptische und kernhaltige Erythrocyten — mit Ausnahme des Petromyzon, dessen Blutkörper rund und kernhaltig sind. Die Unterscheidung der Wirbeltiere in solche mit kernhaltigen und kernlosen Blutkörperchen ist jedoch nur für erwachsene Individuen durchführbar. Während der embryonalen Entwickelung haben auch die Säuger kernhaltige Erythrocyten. Die Entkernung tritt beim menschlichen Embryo schon frühzeitig

auf, so daß im 4. Monat die Mehrzahl, im 7. Monat alle Blutkörper kernlos sind. Auch bei Erwachsenen werden kernhaltige rote Blutkörper beobachtet nach allen zur Neubildung von Blut führenden Eingriffen, z. B. nach Aderlässen.

Die Blutkörper erleiden unter gewissen Bedingungen eine Änderung ihrer Form und Größe. Wird durch Verdunstung oder Salzzusatz die Blutflüssigkeit konzentrierter, so tritt Wasser aus den Körperchen aus, sie schrumpfen; wird die Blutflüssigkeit verdünnt, so quellen die Körperchen. Diese Volumänderungen lassen sich schon makroskopisch an ausgeschleuderten Blutproben nachweisen, wie nachstehender Versuch zeigt:

Es werden aus frischem defibrinierten Kaninchenblut vier Blutproben wie folgt gemischt und dann ausgeschleudert:

1. 2 Teile Serum und 2 Teile Blut
2. 2 „ Kochsalzlösung von 0,9 % und 2 „ „
3. 1 Teil Serum + 1 Teil Kochsalzlösung von 3 % + 2 Teile Blut
4. 1 „ „ + 1 „ Wasser + 2 „ „

An den ausgeschleuderten Proben bemerkt man, daß das Volum der Blutkörperchen in 1 und 2 gleich groß ist. Daraus folgt, daß Serum und eine Kochsalzlösung von 0,9 % in bezug auf ihr Verhalten zu den Körperchen einander gleichwertig sind. Setzt man daher die Salzkonzentration des Serums in den Proben 3 und 4 gleich einer 0,9 prozentigen Kochsalzlösung und berücksichtigt man, daß in 2 Teilen Blut ungefähr 1 Teil Serum enthalten ist, so erhält man für die

Salzkonzentration der Mischung 3 den Wert $\frac{0{,}9 + 0{,}9 + 3{,}0}{3} = 1{,}6\,\%$

und für 4 den Wert . . . . . $\frac{0{,}9 + 0 + 0{,}9}{3} = 0{,}6\,\%$.

In der ausgeschleuderten Probe 3 ist das Volum der Blutkörperchen verkleinert, in 4 vergrößert.

Die gefundene Abhängigkeit des Volums der Körperchen von der Konzentration der umgebenden Flüssigkeit lehrt zunächst, daß sie für Wasser durchgängig sind, da die Volumänderungen nur durch Wasserbewegung bedingt sein können. Der Erfolg ist kein selbstverständlicher. Es ist bekannt, daß konzentrierte Salzlösungen in verdünntere hinein diffundieren; man sollte daher im Falle der Konzentrationserhöhung außerhalb des Körperchens eher erwarten, daß das überschüssige Salz in das Körperchen einwandert, bis die Konzentration innen und außen gleich geworden ist. Die Beobachtung, daß in der dichteren Lösung eine Volumverminderung der Körperchen eintritt, beweist, daß das Salz nicht oder nur sehr schwer in das Körperchen eindringt, während der Austritt von Wasser offenbar leicht von statten geht.

In analoger Weise ist die Quellung der Körperchen zu erklären. Wird die Lösung außerhalb der Körperchen verdünnt, so wird der Ausgleich der Konzentrationen wieder nicht durch Austritt der im Körperchen vorhandenen Salze, sondern durch Eintritt von Wasser herbeigeführt. Die Diffusion der Salze nach außen ist also unmöglich oder erschwert, der Eintritt von Wasser dagegen leicht.

Der Grund, warum es in beiden Fällen zu einer Wasserbewegung kommt, liegt in dem Bestreben aller gelösten Substanzen, einen möglichst großen Raum einzunehmen, d. h. in dem Lösungsmittel eine möglichst geringe und gleichmäßige Konzentration zu erreichen. Dieses Bestreben äußert sich als Diffusion überall dort, wo ungleich konzentrierte Lösungen aneinander stoßen und als Druck auf die Oberfläche der Flüssigkeit, wenn die gleichmäßige Ausbreitung in dem Lösungsmittel erreicht ist. Den gleichen Druck erleiden alle von der Flüssigkeit benetzten, für die gelösten Körper undurchlässigen Wände. Dieser Druck wird als osmotischer Druck bezeichnet.

Sind zwei verschieden konzentrierte Lösungen voneinander getrennt durch eine Wand, die für die gelösten Stoffe undurchlässig, für Wasser aber durchgängig ist, so wird der ungleiche osmotische Druck zu einer Verschiebung der Trennungswand führen, wobei Wasser aus der dünneren Lösung in die dichtere übertritt. Ist die Trennungswand unverschieblich, so wird die freie Oberfläche der dichteren Lösung gehoben, während gleichzeitig infolge Wasseraustrittes das Niveau der dünneren Lösung sinkt. Es entsteht mit anderen Worten infolge des osmotischen Druckes ein hydrostatischer Gegendruck, der solange wächst, bis die beiden sich das Gleichgewicht halten. Der Vorgang kann, wie ersichtlich, zur hydrostatischen Messung des osmotischen Druckes dienen und ist von Pfeffer in einer berühmten Untersuchung (Osmotische Untersuchungen, Leipzig 1877) dazu benützt worden. Pfeffer fand recht bedeutende Drucke z. B. für

1 % Rohrzucker 47 cm Quecksilber oder nahezu $^2/_3$ Atmosphären; für
1 % Salpeter 178 „ „ oder $2^1/_3$ Atmosphären,

wobei zu beachten ist, daß die von Pfeffer gebrauchte trennende Wand für Salpeter nicht einmal völlig undurchlässig war. Den osmotischen Druck einer 1 prozentigen Kochsalzlösung konnte Pfeffer mit seiner Methode nicht bestimmen, doch ist aus anderen Untersuchungen jetzt bekannt, daß ihr osmotischer Druck sich auf etwa 7 Atmosphären beläuft.

Es ist begreiflich, daß die Blutkörperchen den ansehnlichen osmotischen Drucken, die schon bei geringen Verschiedenheiten der Konzentration auftreten, nicht Widerstand zu leisten vermögen, sondern je nach Umständen Wasser abgeben oder aufnehmen. Bei Wasserabgabe verlieren sie ihre regelmäßige Gestalt, bekommen Einkerbungen, Buckel und Spitzen, und man spricht dann von Maulbeer- bezw. Stechapfelformen.

Bei Wasseraufnahme blähen sich die Scheiben auf und werden schließlich kugelig. Während nun Formänderungen geringen Grades wieder rückgängig werden können, treten bei stärkeren Schrumpfungen oder Quellungen tiefgreifende Änderungen in der Struktur des Körperchens ein, die zu seiner Zerstörung führen. Dabei löst sich der Farbstoff der Körperchen in der Blutflüssigkeit und diffundiert in derselben, wodurch das Blut seinen Charakter als Deckfarbe verliert und den einer Lackfarbe gewinnt. Es wird viel durchsichtiger, erscheint im durchfallenden Licht schön rot, im auffallenden Licht dagegen dunkel. Man nennt solches Blut lackfarbenes Blut. Bringt man die Blutkörperchen durch Wasserzusatz zum Quellen, so verschwinden sie anscheinend vollständig aus dem mehr und mehr sich klärenden Blute. Sie sind aber gleichwohl, wenn auch nur als kaum bemerkbare blasse „Schatten“ vorhanden und können durch geeignete Mittel niedergeschlagen werden (Wooldridge, A. f. P. 1881, 387). Der farblose Rest der Körperchen heißt Stroma.

Membranen, die Wasser durchlassen, viele gelöste Stoffe dagegen zurückhalten, lassen sich, wie Traube zuerst gezeigt hat (A. f. A. u. P. 1867), auch künstlich herstellen, indem man Niederschläge von gerbsaurem Leim, Calciumphosphat, Berlinerblau oder Ferrocyankupfer in eine poröse Wand einlagert. Man nennt solche Membranen halbdurchlässige oder semipermeable. Die Undurchlässigkeit für Lösungen von Elektrolyten ist aber nicht entfernt eine so vollkommene, wie sie für die Wand der Blutkörperchen nachzuweisen ist und wie sie nach den bisherigen Kenntnissen in ganz gleicher Weise für alle Zellen, tierische wie pflanzliche, gilt.

In neuerer Zeit haben die Untersuchungen von Overton (Studien über die Narkose, Jena 1901, A. f. P. **92**, 1902, 115) sehr merkwürdige Tatsachen kennen gelehrt, die einen Schluß gestatten auf die Natur der Membran, der die tierischen Zellen ihre Undurchgängigkeit für gelöste Elektrolyte verdanken. Er fand, daß es neben Wasser noch eine sehr große Zahl von Substanzen gibt, die in die tierischen Zellen eindringen, und daß namentlich von den bis jetzt bekannten organischen Verbindungen die Mehrzahl einzudringen vermag. Besonders rasch dringen jene Substanzen ein, die durch leichte Löslichkeit in Fetten, fetten Ölen und den diesen verwandten Stoffen (Cholesterin, Lecithin und Protagon) ausgezeichnet sind. Da nun die letztgenannten Stoffe erfahrungsgemäß in allen tierischen wie pflanzlichen Zellen vorkommen, so ist die Wahrscheinlichkeit sehr groß, daß ihre Anwesenheit das Verhalten der Zellen gegen die umgebende Lösung in erster Linie bestimmt. Die Verteilung des gelösten Körpers zwischen der umspülenden Flüssigkeit einerseits, der Zelle anderseits würde dann abhängen von dem Verhältnis seiner Löslichkeit in Wasser bezw. in den fettartigen Stoffen der Zellen. Ist die Löslichkeit in den Zellfetten die überwiegende, so wird es in letzteren zu Anhäufungen

des Stoffes kommen, die sich in einer veränderten Funktion der Zelle, der sog. Narkose äußert. Starke und namentlich langanhaltende Narkosen führen schließlich zum Tode der Zelle, die sich bei den Blutkörperchen vor allem in dem Austritt des Farbstoffes äußert. Hieraus erklärt sich die zerstörende und farbstofflösende Wirkung, die Alkohol, Äther, Chloroform und viele andere Stoffe auf die Blutkörperchen üben.

Außer den roten Körperchen, die allerdings in größter Menge vorhanden sind, findet man im Blute noch weitere Formen, nämlich:

II. Weiße Blutkörperchen oder Leukocyten. Sie unterscheiden sich von den roten durch ihre unregelmäßige und wechselnde Gestalt, den ungefärbten und granulierten Leib, gewöhnlich als Protoplasma bezeichnet, mit einem oder mehreren Kernen. Nach Größe und sonstigen Eigenschaften müssen mehrere, mindestens drei Arten unterschieden werden.

a) kleine, 5—7,5 μ messende, wenig bewegliche Zellen mit einem großen Kern, sog. Lymphocyten.

b) Zellen mit gelapptem bezw. in mehrere Fragmente zerspaltenem Kerne, beim Menschen und den Säugern größer als die Erythrocyten und durch große Beweglichkeit ausgezeichnet, polynukleäre Leukocyten. Ihr Protoplasma ist sehr fein gekörnt.

c) Die Zellen der dritten Gruppe sind denen der zweiten ähnlich, sind aber ausgezeichnet durch den Gehalt an relativ großen, stark lichtbrechenden Körnchen, Körnchenzellen.

Als III. Formelement des menschlichen wie tierischen Blutes müssen die von Bizzozero 1882 (A. p. A. **90**) entdeckten sog. Blutplättchen (Thrombocyten) bezeichnet werden. Die Diskussion über ihre Bedeutung ist zwar noch nicht abgeschlossen, doch müssen sie wohl als ein konstanter Bestandteil des Blutes angesehen werden. Durch ihre Farblosigkeit, ihre Kerne und ihre Beweglichkeit sind sie den Leukocyten verwandt und könnten daher auch als eine vierte Gruppe derselben aufgeführt werden, die durch ihre kleinen Dimensionen, 2 bis 4 μ, und ihre Vergänglichkeit ausgezeichnet ist.

In größerer Menge kann man sie aus ungerinnbar gemachtem Blut gewinnen, indem man es ausschleudert. Man findet dann unterhalb des Plasmas zuerst eine dünne graue Schicht, welche hauptsächlich aus Thrombocyten mit einzelnen Leukocyten besteht; darauf folgt eine rötlich-weiße Schicht von Leukocyten und zu unterst die mächtige Schicht roter Blutkörperchen (Mosen, A. f. P. 1893, 352). Bei der Gerinnung des Blutes gehen die Thrombocyten größtenteils zu grunde, d. h. sie gehen in das Fibrinnetz ein, wobei ihre Kerne sich in kleinere Körnchen auflösen (Kopsch, A. A. **19**, 1901, 541). Ihr Vorhandensein im strömenden Blute ist vielfach beobachtet worden. Die Rolle der Plättchen bei der Bildung von Thromben ist sehr eingehend untersucht von Eberth

(A. f. p. A. **103**, Fortschritte der Medizin 1885). Von ihrer Neigung sich auf verletzten Gefäßwänden festzusetzen, untereinander zu verkleben und auf diese Weise Thromben zu bilden, welche bis zum Verschluß des Gefäßes wachsen können, haben die Thrombocyten ihren Namen erhalten.

Thrombocyten und Leukocyten sind durch ihre Beweglichkeit ausgezeichnet; dieselbe ist bei den Leukocyten am stärksten ausgebildet. Man unterscheidet zweierlei Bewegungsarten: Formänderungen an Ort und Stelle, bestehend im Ausstrecken und Einziehen von Fortsätzen, Ausbreitung zu Platten und Zusammenziehung zu Kugeln und zweitens Ortsveränderung. Beide Bewegungsformen greifen ineinander.

Die Formänderungen an Ort und Stelle haben manche Ähnlichkeit mit dem Verhalten von Öltropfen in alkalischen Flüssigkeiten. Während ein solcher Tropfen in reinem Wasser keine Benetzungs- oder Mischungserscheinungen aufweist, überall gleiche Oberflächenspannung und demgemäß Kugelform besitzt, tritt in alkalischen Flüssigkeiten Seifenbildung ein, wodurch die Oberflächenspannung vermindert wird. Anscheinend sind die Fettsäuren nicht gleichmäßig in dem Öltropfen verteilt, denn die Beobachtung lehrt, daß es immer Orte auf der Oberfläche des Tropfens gibt, die an der Reaktion stärker teilnehmen wie andere. Die Verschiedenheit des Verhaltens führt aber auch zu Ungleichheiten der Oberflächenspannung mit dem Erfolge, daß die Orte mit geringerer Spannung von den höher gespannten vorgetrieben werden, also zu Fortsätzen auswachsen. Ist dann die Affinität zwischen Fettsäure und Alkali gesättigt, so tritt wieder die hohe Spannung auf und der Fortsatz wird zurückgezogen. Soll neben dem Wechsel der Form auch noch eine Ortsveränderung stattfinden, so müssen besondere Bewegungsorgane oder andere Einrichtungen gegeben sein, um die Reibungswiderstände nach verschiedenen Richtungen ungleich zu gestalten.

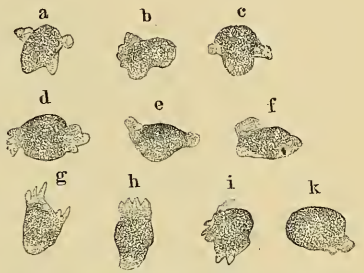


Fig. 3. Formänderungen eines menschlichen Leukocyten innerhalb 15 Minuten bei Stubentemperatur. Nach Schiefferdecker, Gewebelehre II, Braunschweig 1891, S. 371.

Was nun die Formänderungen der Leukocyten, Amöben und anderer frei lebender Zellen betrifft, so treten diese zweifellos vielfach aus inneren, zunächst unbekannten Gründen auf. Für die Ortsveränderungen lassen sich zuweilen äußere Gründe nachweisen in Form von Konzentrationsunterschieden in der umgebenden Flüssigkeit. Dieselben führen bei vielen Organismen zu bestimmt gerichteten Bewegungen, indem die Zellen entweder in der Richtung der Konzentrationszunahme wandern (positive Chemotaxis) oder in entgegengesetzter (negative Chemotaxis). Solche Fälle

von Chemotaxis sind von Stahl, Engelmann, Pfeffer u. a. vielfach beschrieben worden. (Vgl. Pfeffer, Unters. aus d. bot. Inst. zu Tübingen, Leipzig 1888, 582.) Auch für die Leukocyten des Menschen und der Wirbeltiere ist ein derartiges Verhalten bekannt. Die Stoffe, durch welche in besonders hohem Grade die Anlockung der Leukocyten bewirkt wird, sind Ausscheidungen und Zerfallsprodukte von Bakterien und Zerfallsprodukte der Gewebszellen. Ist in ein Gewebe ein Fremdkörper eingedrungen, hat eine Infektion stattgefunden oder ist eine Nekrose entstanden, so sammeln sich große Massen von Leukocyten an dem Orte und führen schließlich unter Einschmelzung des Gewebes zur Eiterbildung. Zu solchen Orten wandern die Leukocyten hin, indem sie die Blutgefäße durch vorgebildete oder erst entstehende Lücken verlassen und dann im Gewebe ihre Wanderung fortsetzen (Th. Leber, Die Entstehung der Entzündung. Leipzig 1891). Mit dem Auftreten der Leukocyten hängt eng zusammen die Ausscheidung eigentümlicher Schutzstoffe, welche unten bei Besprechung des Blutserums nochmals erwähnt werden. Namentlich scheinen die Leukocyten mit den glänzenden großen Granulis als die Zellen betrachtet werden zu müssen, welche an der Bildung der Schutzstoffe in erster Linie beteiligt sind. (Nößke, Z. f. Chirurgie **55**, 1900, 211.)

Gegenüber den Leukocyten und Thrombocyten bilden die roten Körper des Blutes relativ stabile Gebilde. Doch sind auch sie für viele Eingriffe empfindlich und werden, wie bereits erwähnt, leicht dauernd geschädigt. Sie verlieren dann ihre osmotischen Eigenschaften, der Farbstoff tritt aus, das Blut wird lackfarben. Der Farbstoff zeigt ebenso wie das ungeschädigte Blut verschiedene Schattierungen, je nachdem er aus hellem arteriellen oder aus dunklem venösen Blute stammt. Man bezeichnet den hellen Farbstoff als Oxyhämoglobin, den dunklen als Hämoglobin. Beide Farbstoffe scheiden sich relativ leicht in kristallinischer Form aus. Allerdings ist das Blut verschiedener Spezies ungleich geeignet zur Darstellung der Kristalle. Leicht kristallisieren die Blutfarbstoffe des Meerschweinchens, des Eichhörnchens, der Ratte, der Maus, des Pferdes, während die des Menschen, des Hundes, Rindes und Schweines schwerer, der des Kaninchen sehr schwer zur Kristallisation zu bringen sind.

Die Gewinnung der Kristalle setzt stets die Zerstörung der Blutkörperchen voraus, wozu man sich entweder des Wassers allein oder daneben auch des Äthers oder des Chloroforms bedienen kann. Auch Gefrieren und Wiederauftauen des Blutes führt zum Austritt des Farbstoffes. (Rollett, Ber. Wien. Akad. **46**, 1862, 65.)

Das Auftreten roter Kristalle in austrocknenden Blutproben war den Mikroskopikern schon längere Zeit bekannt. Aber erst K. G. Lehmann lehrte im Jahre 1852 diese Kristalle in großen Mengen darstellen und zu reinigen (Leipz. Ber. 1852, 23). Die beste Methode ist die Diffusionsmethode von Gürber (Würzb. Ber. 1893, H. Frey, Diss., Würzb. 1894),

bei welcher die abzentrifugierten Körperchen in einem Pergamentschlauch gegen Wasser dialysiert werden (Fig. 4).

Bei der Bedeutung, welche der Blutfarbstoff für die Atmung besitzt, ist es von großer Wichtigkeit zu wissen, ob der im Blute gelöste Farbstoff identisch ist mit dem in den Körperchen vorhandenen. Mit dem Auge ist die Beurteilung kaum möglich, da die Umwandlung aus einer Deckfarbe in eine Lackfarbe den Eindruck zu sehr verändert. Dagegen ist die spektrale Zerlegung des durchgehenden Lichtes ein äußerst scharfes

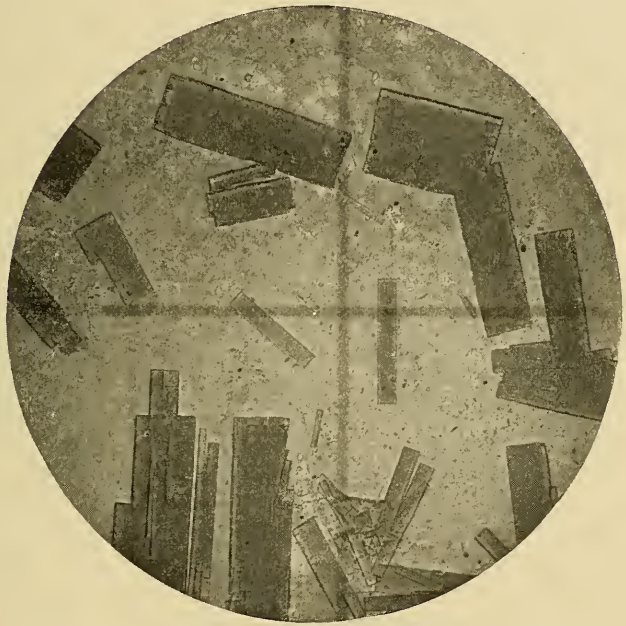


Fig. 4. Oxyhämoglobinkristalle aus menschlichem Blute.

Kriterium. Die Farbe einer Lösung ist bedingt durch die Absorption, die das gemischte weiße Licht in ihr erfährt. Zerlegt man mit Hilfe des Prismas das Licht nach dem Durchgange durch die Lösung in seine Bestandteile, so zeigt das farbige Band des Spektrums an den Stellen Unterbrechungen in Gestalt von dunklen Linien, Bändern oder Schatten, wo Strahlengattungen durch die Absorption geschwächt oder ganz ausgefallen sind. Es versteht sich dabei von selbst, daß die Absorptionserscheinungen nicht allein von der Natur des Farbstoffes, sondern auch von der Dicke der absorbierenden Schicht bezw. der Konzentration der Lösung abhängen.

Will man den Farbencharakter einer Blutlösung durch ihre absorbierenden Eigenschaften kennzeichnen, so wird man zunächst das gemischte weiße Licht mit Hilfe eines Prismas in seine Komponenten auflösen. Man bringt dann vor den Spalt, der als Lichtquelle dient und dessen Bild in das farbige spektrale Band auseinander gezogen wird, die Blutlösung und findet im Spektrum bestimmte Farben ausgelöscht oder geschwächt. Verwendet man eine Lösung von arteriellem Blutrot oder Oxyhämoglobin, so erscheinen neben einer mehr oder weniger starken Verdunklung des kurzwelligen Teiles des Spektrums zwei Absorptionsbänder im Grün und Gelb, deren Breite und Intensität mit der Dicke bezw. Konzentration der absorbierenden Schicht wächst, so daß es schließlich zu einer Verschmelzung der beiden Bänder kommt. (Vgl. Fig. 5.)

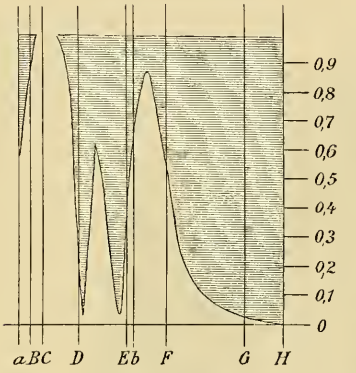


Fig. 5. Schematische Darstellung der Verdunklung des Spektrums durch eine Oxyhämoglobinlösung von 1 cm Dicke und steigendem Prozentgehalt. Nach Rollet, Handb. d. Physiol. IV, Leipzig 1880, S. 48.

Verwendet man statt des arteriellen Blutrots das venöse, so ist das Bild das gleiche; es läßt sich höchstens bei gleicher Konzentration eine Abschwächung der beiden erwähnten Absorptionsbänder konstatieren. Eine Änderung tritt nur dann ein, wenn die Entziehung des molekular oder locker gebundenen Sauerstoffes eine vollständige oder fast vollständige wird, was sich u. a. durch Zusatz von Schwefelammonium zur Blutlösung erreichen läßt. Diese vollständig venöse Lösung des Blutrotes oder des Hämoglobins zeigt statt der zwei Absorptionsbänder nur ein einziges, in der Gegend des Gelbgrün gelegenes, das bei gleicher Konzentration der Lösung blasser ist als die beiden Bänder des Oxyhämoglobins. Schüttelt man die reduzierte Blutlösung mit Luft, so treten die beiden Bänder des Oxyhämoglobins wieder auf, um nach einiger Zeit infolge der neuerdings einsetzenden Reduktion von seiten des Schwefelammonium wieder zu verschwinden. Auf diese Weise kann der Wechsel der Farbe mehrmals wiederholt und gezeigt werden, daß es sich um einen Farbstoff handelt, dem Sauerstoff ebenso leicht zugeführt, wie entzogen werden kann. Man spricht daher von einer lockeren Bindung des Sauerstoffes durch das Hämoglobin.

Es ist sehr wichtig zu prüfen, ob der im kreisenden Blute innerhalb der Körperchen befindliche Farbstoff mit dem hier in Lösung untersuchten identisch ist. Hierzu stellt man sich aus defibriniertem Blute

zwei gleiche starke Verdünnungen her, die eine mit Kochsalzlösung von 0,9 %, die andere mit Wasser. Die erste Probe bleibt deckfarbig, die zweite wird lackfarben. Für das Auge sehen die beiden recht verschieden aus. Betrachtet man sie aber durch das Spektroskop, so findet man die Absorptionserscheinungen in beiden völlig gleich, obwohl die deckfarbige Probe viel weniger Licht durchläßt. Vierordt hat gezeigt (Z. f. B. **11**, 1875, 188), daß man die Anwesenheit von Oxyhämoglobin im kreisenden Blute erkennt an dem Auftreten der beiden Absorptionsstreifen, wenn Licht durch eine dünne Hautfalte in das Spektroskop fällt.

Eine braune Modifikation des Oxyhämoglobins entsteht sowohl innerhalb des Körpers infolge verschiedener Vergiftungen, als auch im Glase unter der Einwirkung von Kaliumpermanganat, Ferricyankalium, Chloraten, Nitriten etc. und ist unter dem Namen Methämoglobin bekannt. Seine Absorption ist durch zwei wenig dunkle, in der Gegend der Oxyhämoglobinbänder gelegene Streifen, außerdem aber noch durch einen dritten Streifen im Orange oder Rot ausgezeichnet. Durch Zusatz von Schwefelammonium wird es in Hämoglobin bezw. Oxyhämoglobin übergeführt.

Die leichte Kristallisierbarkeit des Oxyhämoglobins ermöglicht es den Farbstoff von den übrigen Bestandteilen des Blutes zu trennen und in größeren Mengen analysenrein darzustellen. Zinoffsky, der unter Bunges Leitung (Diss. Dorpat 1885, vgl. Bunge, Lehrbuch) das Oxyhämoglobin des Pferdes auf seine elementare Zusammensetzung untersuchte, fand folgende Verhältniszahlen:

C	51,15 %
H	6,76 „
N	17,94 „
O	23,43 „
S	0,39 „
Fe	0,33 „
	100,00

Sieht man von dem Eisengehalt ab, so sind die übrigen 5 Elemente in Mengen vertreten, welche der prozentischen Zusammensetzung der Eiweißkörper ziemlich genau entsprechen. Der Eisengehalt ist durchaus charakteristisch für das Hämoglobin; bei der Veraschung reiner Hämoglobinkristalle bleibt nur Eisenoxyd zurück. Wie die Zahlen von Zinoffsky zeigen, kommen auf 1 Gewichtsteil Eisen 153 Gewichtsteile Kohlenstoff. Wäre das Kohlenstoffatom ebenso schwer als das Eisenatom, so müßten also auf jedes Eisenatom 153 Kohlenstoffatome im Molekül vorhanden sein. Nun ist aber Eisen fast 5 mal schwerer als Kohlenstoff; es bedarf also zur 153 fachen Gewichtsmenge Kohlenstoffes einer fast fünffachen Zahl von Kohlenstoffatomen für jedes Eisenatom, d. h. über 700.

Zinoffsky berechnete auf Grund seiner Analysen die Zusammensetzung des Hämoglobins unter der Annahme, daß nur ein Eisenatom im Molekül vorhanden ist, zu $C_{712}H_{1130}N_{214}O_{245}S_2Fe$ und das Molekulargewicht zu 16 710. Die Analyse ergibt auf ein Eisenatom zwei Schwefelatome. Dagegen fand Jaquet (Z. phl. C. **12**, 1888, 285) im Hundehämoglobin das Verhältnis der Eisen- und Schwefelatome wie 1 : 3. Dies beweist ebenso wie die oben erwähnten Eigentümlichkeiten der Kristallisation die Existenz verschiedener Hämoglobine.

Die nahe Beziehung des Oxyhämoglobins zu den Eiweißkörpern wird nicht nur durch seine prozentische Zusammensetzung, sondern auch durch seine Reaktionen sicher gestellt. Durch Hitze, Mineralsäuren und viele Salze der Schwermetalle wird Oxyhämoglobin wie Eiweiß gefällt; gleichzeitig ändert sich die Farbe aus Rot in ein schmutziges Braun, die Farbe des Hämatin. Der Farbwechsel ist nicht notwendig an die Koagulation des Eiweißes gebunden, er kann auch ohne dieselbe herbeigeführt werden, z. B. indem man schwach alkalische Lösungen von Oxyhämoglobin über 65 ° erwärmt. Löst man Blut in heißem Eisessig, so tritt gleichfalls Verfärbung ein und beim Abkühlen fällt der Farbstoff mit Chlor verbunden kristallinisch aus. (Schalfijew, Jahresb. f. Tierchem. 1885, 138.) Die Zusammensetzung dieses Chlor-Hämatins oder Hämins ist nach Nencki und Sieber gegeben durch die Formel (Z. f. phl. C. **30**, 1900, 384)

$$C_{32}H_{31}ClN_4O_3Fe.$$

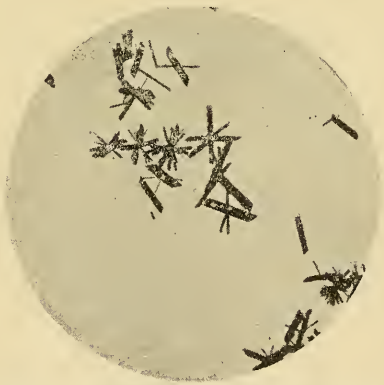


Fig. 6. Aus Eisessig kristallisiertes Hämin (Acethämin, Teichmannsche Kristalle). Vergr. 75. Nach Nencki u. Zaleski, Z. f. phl. C. **30**, 1900, 423.

Die Kristalle des Hämins lassen sich schon aus den kleinsten Mengen trockenen Blutes durch Lösung in heißem Eisessig, unter Zusatz von etwas Kochsalz in Substanz, gewinnen, so daß diese Reaktion eine forensisch wertvolle Prüfung auf die Anwesenheit von Blutfarbstoff darstellt (Teichmannsche Kristalle). (Fig. 6.)

Hämatin, welches bisher in kristallinischer Form nicht bekannt ist, wird am besten aus Hämin dargestellt und bildet im trockenen Zustand ein dunkelbraunes, metallisch glänzendes Pulver. In konzentrierter Schwefelsäure wird es zu einem roten eisenfreien Farbstoff gelöst, der Hämatoporphyrin genannt wird und nach Nencki und Sieber die Zusammensetzung $C_{16}H_{18}N_2O_3$ besitzt. Er ist von besonderem Interesse, weil er dem als Bilirubin bezeichneten goldgelben Gallenfarbstoff nächst-

verwandt, nach Nencki und Sieber demselben sogar isomer ist. Durch die aufgezählten Umwandlungen ist somit der Weg gezeigt, auf welchem aller Voraussicht nach der Gallenfarbstoff aus dem Blutfarbstoff entsteht. Weiteres darüber im sechsten Teil.

Der Eiweißkörper, der in Verbindung mit dem Hämatin den Blutfarbstoff bildet und den Namen Globin führt, wird von Fr. N. Schulz (Z. phl. C. **24**, 1898, 449) als ein Histon bezeichnet, weil er nach seinen Eigenschaften teils den nativen Eiweißkörpern teils den Albumosen nahesteht. Was das Mengenverhältnis der beiden Bestandteile des Oxyhämoglobins betrifft, so bestehen etwa 96 % der trockenen Substanz aus Eiweiß und nur 4 % aus Hämatin.

Wenn bisher nur von dem Farbstoff der roten Blutkörperchen gesprochen wurde, so ist das einerseits durch die hohe biologische Wichtigkeit desselben, anderseits dadurch gerechtfertigt, daß der Farbstoff den weitaus größten Teil der Blutkörperchen darstellt. Nur etwa $^1/_{10}$ des Trockengewichts der Blutkörperchen besteht nicht aus Farbstoff. Will man diesen Rest, das Stroma der Blutkörperchen gewinnen, so geht man in der Weise vor, daß man sich durch Ausschleudern defibrinierten Blutes einen Brei von Körperchen verschafft, ihn mit möglichst wenig Wasser und etwas Äther lackfarben macht und nun durch vorsichtigen Zusatz von verdünnter Schwefelsäure die Stromata zum Schrumpfen bringt. Man kann sie dann auf der Zentrifuge sammeln und weiter verarbeiten. Wooldridge, der auf diese Weise die Stromata untersuchte, fand einen durch verdünnte Salzlösung auslaugbaren Eiweißkörper, ein Globulin, ferner Cholesterin und Lecithin, die er durch warmen Alkohol und Äther extrahierte, endlich einen der Verdauung widerstehenden phosphorhaltigen Eiweißkörper, ein Nukleïn oder Pseudonukleïn.

Dieselben Bestandteile, wie sie im Stroma der roten Blutkörperchen gefunden worden sind, lassen sich auch in den weißen Blutkörperchen nachweisen mit dem Unterschiede, daß sie als kernhaltige Gebilde echtes Nukleïn neben Pseudonukleïn enthalten. Untersuchungen der chemischen Bestandteile der Blutplättchen fehlen bisher, doch läßt sich vermuten, daß auch sie die aufgezählten Stoffe enthalten, die als charakteristische Materialien der tierischen Zellen zu gelten haben.

Von den Salzen der Blutkörperchen wird weiter unten die Rede sein.

Die Frage, wie die aufgezählten Bestandteile des Blutkörperchens in dem ungeschädigten Gebilde miteinander verbunden sind, ist gegenwärtig noch nicht zu beantworten. Die Vorstellung einer mit Hämoglobinlösung gefüllten Blase ist nicht nur durch die eigentümlichen Schrumpfungs- und Quellungserscheinungen, sondern auch dadurch ausgeschlossen, daß in den Blutkörpern viel zu wenig Wasser ist (nur etwa 68 %), um das Hämoglobin zu lösen. An die Einlagerung des Farbstoffs in kristallinischer Form ist ebenfalls nicht zu denken, da sich dieselbe durch Er-

scheinungen der Doppelbrechung verraten müßte. Mit Recht hat Gamgee (Proc. R. Soc. **70**, 1902, 79) es als wahrscheinlich bezeichnet, daß das Hämoglobin in der von ihm entdeckten kolloiden und wasserlöslichen Form in den Körperchen enthalten ist. Das Stroma wird man sich aber wohl als ein Protoplasmagerüst vorzustellen haben, in dessen Maschen der gequollene Farbstoff eingelagert ist.

Die Bestimmung der Hämoglobinmenge, des Volums und der Zahl der Blutkörperchen.

1. Die Bestimmung der Hämoglobinmenge in der Raumeinheit Blut.

Die stark färbende Kraft des Oxyhämoglobins legt den Gedanken nahe, sie zur Ermittelung seiner Konzentration im Blute zu benützen. Sehr genaue Bestimmungen können mit Hilfe der von Vierordt und Hüfner (Z. f. phk. Ch. **3**) konstruierten Spektrophotometer erzielt werden. Für die meisten Fälle genügt aber die Farbenvergleichung mit freiem Auge. Um auf dieselbe eine messende Methode zu begründen, braucht man sich nur der Tatsache zu erinnern, daß mit der Konzentration einer Farbstofflösung ihre Farbe dunkler und gesättigter wird, woraus folgt, daß Lösungen von gleicher Farbensättigung bei gleich dicker Schicht auch gleiche Konzentration haben müssen. Hat man daher eine Hämoglobinlösung von bekanntem Gehalt hergestellt, so wird man den Hämoglobingehalt einer Vergleichsprobe dadurch bestimmen können, daß man sie solange verdünnt, bis beide gleiche Farbe zeigen.

Nun ist die Herstellung von Hämoglobin-Lösungen bekannter Konzentration eine umständliche Arbeit, um so mehr, als eine solche Lösung wenig haltbar ist. Man zieht daher vor, die Hämoglobinlösung durch ein Surrogat zu ersetzen, entweder in Form eines Farbstoffes wie Pikrokarmin, oder eines rot gefärbten Glases. Am geeignetsten hat sich ein Glas erwiesen, welches mit Gold rot gefärbt ist, sog. Goldpurpur, eine Farbe, die zwar nicht bei Tageslicht, wohl aber bei Lampenlicht dem Blutrot sehr ähnlich ist. Aus diesem Glase werden Keile geschliffen, deren Farbenintensität natürlich gegen die Kante des Keils kontinuierlich abnimmt. Man braucht daher nur die Blutprobe mit Wasser stets in demselben Verhältnis zu verdünnen und dann jene Stelle des Keils zu suchen, die mit der Blutprobe gleiche Farbe zeigt. Dies ist das Prinzip des Hämometers von M. v. Fleischl (Wiener med. Jahrb. 1885 und 1886. Man vgl. auch Veillon, A. e. P. **39**, 1897, 385). Natürlich muß der Keil einmal mit einer Hämoglobinlösung von bekannter Konzentration verglichen und nach ihr geeicht werden, so daß der Hämoglobingehalt entweder direkt oder in Prozenten des normalen an einer Skala abgelesen werden kann. Als normale Hämoglobinmenge nimmt man 140 gr im Liter menschlichen Blutes an.

Erinnert man sich, daß von der Trockensubstanz der Blutkörperchen etwa 10 % auf Rechnung der Stromata, der Rest auf das Hämoglobin entfällt, so sind zu den 140 gr Hämoglobin noch 15 gr Stromata zuzurechnen und man erhält das Gewicht der trockenen Körper im Liter Blut zu 155 gr, oder, da die Körperchen zu 68 % aus Wasser, zu 32 % aus festen Substanzen bestehen, das Gewicht der feuchten Blutkörperchen zu

$$\frac{155}{32} \times 100 = 484 \text{ gr.}$$

Jedes Gramm Hämoglobin würde sonach ungefähr 3,5 gr feuchten Körperchen entsprechen. Durch Division mit dem spezifischen Gewicht der Körperchen ließe sich weiter daraus ihr Volum und bei Kenntnis ihrer Zahl in der Volum- oder Gewichtseinheit auch der Hämoglobingehalt des einzelnen Körperchens berechnen — immer vorausgesetzt, daß das Volum und Gewicht der Körperchen sowie ihr Hämoglobingehalt unveränderliche Werte sind.

Wie willkürlich eine solche Annahme ist, folgt aus den früheren Betrachtungen über die osmotischen Eigenschaften der Körperchen. Zu einer befriedigenden Kenntnis der Eigenschaften eines Blutes wird man daher nicht unterlassen dürfen, neben der Bestimmung des Hämoglobingehaltes auch das Volum der Körperchen sowie ihre Zahl in der Raumeinheit des Blutes durch besondere Messungen festzustellen.

2. Volum der Körperchen in der Raumeinheit Blut.

Bei der Bestimmung dieses Wertes, für die erst in neuerer Zeit geeignete Methoden gefunden worden sind, wird der Ausdruck „Volum der Körperchen“ in zwei verschiedenen Bedeutungen gebraucht. Die wissenschaftlichen Methoden, wie sie von Hoppe-Seyler (vgl. Bunge, Z. f. B. **12**, 1876, 191) und namentlich von den Brüdern Bleibtreu (A. g. P. **51**, 1892, 151) eingeführt worden sind, gehen aus auf die Bestimmung des wirklichen Volums der Körperchen in der Raumeinheit Blut. Der Wert mag hier als Nettovolum der Körperchen bezeichnet sein.

Die Methode von Bleibtreu fordert eine Bestimmung der Eiweißmenge in dem Serum des unverdünnten Blutes und in dem Serum eines in bekanntem Maße verdünnten Blutes. Offenbar wird durch die Verdünnung die Konzentration des Serums um so weniger geändert werden, je mehr Serum in dem Blute vorhanden war. Es läßt sich somit aus den beiden Eiweißbestimmungen berechnen, wie viel Volumprozente des Gesamtblutes auf das Serum entfallen, vorausgesetzt, daß die Verdünnung mit einer Flüssigkeit geschieht, durch welche das Volum der Körperchen nicht beeinflußt wird.

Solche Bestimmungen geben recht wechselnde Werte sowohl für verschiedene Spezies als auch für die Individuen einer Spezies, so daß

man bis jetzt noch nicht in der Lage ist, einen bestimmten Wert als den normalen zu bezeichnen. Die Zahlen schwanken z. B. beim Pferde zwischen 20 und 60 %.

Für die klinischen Blutuntersuchungen kommen die beschriebenen Methoden als zu umständlich und zu große Blutmengen erfordernd nicht in Betracht. Man begnügt sich dort mit einem Volum, welches man als Bruttovolum bezeichnen könnte. Schleudert man Blut aus, wie es oben wiederholt geschehen ist, so erhält man einen Bodensatz von Blutkörperchen, dessen Volum sich bei längerem Zentrifugieren bald auf einen konstanten Wert einstellt. Dieses Volum besteht natürlich nicht ausschließlich aus Blutkörperchen. Es findet sich zwischen ihnen noch immer eine gewisse Menge Flüssigkeit, die nicht verdrängt werden kann. Indem man dieselbe als unvermeidlich in Kauf nimmt, bekommt man eben das, was soeben als Bruttovolum bezeichnet worden ist.

Die Ausführung dieser Messung geschieht mit dem Hämatokrit von Hedin (Sk. A. **2**, 1891, 134) oder Gärtner (Berl. klin. Woch. 1893). Um die Gerinnung des Blutes während des Ausschleuderns zu verhindern, setzt man zu der in eine kleine Saugröhre aufgenommenen Blutmenge von nur 0,02 cm^3 eine Lösung von Kaliumbichromat von $2\,1/2\,\%$, vermischt und schleudert in dem Saugröhrchen oder in einer kalibrierten kleinen Bürette aus. Als normal gelten Werte von 40—60 Volumprozent.

3. Zählung der Blutkörperchen.

Zur Zählung der Blutkörperchen soll eine möglichst kleine Blutmenge ausreichend sein; dieselbe muß stark verdünnt werden, weil in dem unverdünnten Blute die Blutkörperchen so dicht gedrängt sind, daß eine richtige Zählung nicht möglich wäre. Zur Mischung dient die sog. Mischpipette, bestehend aus einem engen Thermometerrohr von etwa $1/50$ cm^3 Rauminhalt und aus einer darangeblasenen Hohlkugel von dem hundertfachen Rauminhalt des Röhrchens. Zieht man Blut in die enge Röhre auf und saugt eine Salzlösung nach, bis Röhrchen und Kugel mit Flüssigkeit gefüllt sind, so hat man im Röhrchen nur Salzlösung, in der Kugel dagegen eine hundertfach verdünnte Blutmischung, mit welcher nun die Zählkammer beschickt wird.

Letztere ist am Boden in Felder von 1/400 mm^2 geteilt; ihre Höhe beträgt 0,1 mm. Über jedem Felde erhebt sich sonach ein Flüssigkeitsprisma von 1/4000 mm^3 Inhalt. Die Blutkörperchen senken sich auf den Boden der Kammer und können leicht gezählt werden. Man zählt mindestens 25 Felder, zieht das Mittel und erhält nach Multiplikation mit 4000 und dem Verdünnungsgrad die Zahl der Blutkörperchen in der Volumeinheit, hier dem mm^3 des unverdünnten Blutes.

Das wichtigste Resultat dieser Zählungen, welche in außerordentlich großer Zahl ausgeführt worden sind, ist die erstaunliche Konstanz des fraglichen Wertes. Trotzdem beständig rote Blutkörperchen zu grunde gehen — aus dem Hämoglobin entsteht nämlich der Farbstoff der Galle — trotzdem kleinere oder größere Blutverluste häufig, beim Weibe periodisch, eintreten, findet man doch während der Dauer des Lebens nur geringe Abweichungen von dem normalen Werte, der zu 5 Millionen im mm^3 angenommen werden kann. Physiologische Abweichungen sind: Die Vergrößerung der Zahl beim Neugeborenen, welche indessen nur wenige Tage anhält und um so bedeutender zu sein scheint, je später die Abnabelung erfolgt (vgl. Vierordt, Tabellen, Jena 1893, S. 138); die Verminderung der Zahl im hohen Alter; die Verminderung der Zahl während der Verdauung und ihre Erhöhung infolge großer Wasserverluste (z. B. nach starkem Schwitzen, starker Diurese oder Diarrhöe). Da die letztgenannten Zustände zu einer Eindickung des Blutes, die Resorption im Darme zu einer Verdünnung desselben führt, so sind die erwähnten Beobachtungen verständlich.

Stärkere Blutverluste, z. B. Aderlässe, führen zu einer Verminderung der Zahl der Blutkörper, weil das im Körper zurückbleibende Blut durch die zuströmende körperchenfreie Gewebsflüssigkeit verdünnt wird. Auf diesem Wege wird die verlorene Blutflüssigkeit rasch wieder ersetzt, während die körperlichen Elemente erst nach 2—3 Wochen wieder in normaler Zahl zu finden sind. Die Neubildung derselben äußert sich in dem Auftreten kernhaltiger roter Blutkörperchen und in Veränderungen im Knochenmark (vgl. Krehl, Pathol. Physiologie, Leipzig 1898, 129).

Eine merkwürdige und noch nicht erklärte Änderung in der Zahl der roten Blutkörperchen tritt bei Wechsel des Wohnortes auf, wenn damit eine Änderung der Höhenlage verknüpft ist. Je höher über dem Meeresniveau, desto größer die Zahl der Blutkörperchen, die in sehr hohen Lagen auf 8 Millionen und darüber steigen kann. Hält man Tiere einige Wochen unter vermindertem Luftdruck, so tritt ebenfalls Vermehrung der Erythrocyten und des Hämoglobins in der Raumeinheit des Blutes ein; zugleich steigt aber auch der gesamte Hämoglobingehalt des Tieres und die Blutmenge (Jaquet, A. e. P. **45**, 1902, 1).

Zur Zählung der weißen Blutkörperchen, welche in geringerer Zahl im Blute vorhanden sind, wählt man eine geringere Verdünnung und zweckmäßig eine Zusatzflüssigkeit, welche die Erythrocyten unsichtbar macht, die Kerne der Leukocyten dagegen deutlich hervorhebt, z. B. Essigsäure $^1/_3$ %. Sehr große Konstanz der Zählresultate ist hier nicht zu erwarten, da diese Zellen leicht aus dem Blute in die Gewebe austreten und infolge ihrer Neigung an den Gefäßwänden zu haften, nicht so gleichmäßig im Blute verteilt sein können wie die roten. Immerhin können auch für diese Zellen Normalzahlen aufgestellt werden — 4000 bis

12 000 im mm^3 — womit die Angabe zu verbinden ist, daß normalerweise beim Menschen die Zahl der polynukleären, großen, beweglichen Zellen bei weitem überwiegt — 70 bis 80 % — über die kleinen, einkernigen, wenig beweglichen sog. Lymphocyten. Der Ort, von dem das Blut entnommen wird, ist für das Ergebnis nicht gleichgültig (Jacob, A. f. P. 1893, 573).

Tritt eine Vermehrung ihrer Zahl ein, so spricht man von Leukocytose und unterscheidet eine physiologische in engen Grenzen bleibende von der pathologischen. Physiologisch ist die Vermehrung der Leukocyten infolge der Verdauung und der Schwangerschaft. Auch starke Muskelanstrengungen führen zur Leukocytose. Die Vermehrung der Leukocyten scheint bei der Abwehr der Infektionen eine wichtige Rolle zu spielen (vgl. Krehl, Pathologische Physiologie, Leipzig 1898, 158, ferner Nößke und Friedrich, Z. f. Chirurgie 55, 1900, 211). Sie tritt bei manchen Krankheiten, wie z. B. der Pneumonie, so regelmäßig auf, daß sie zum Bilde der Krankheit gehört. Bei anderen Infektionen, wie Typhus und Tuberkulose, fehlt sie oder macht sogar einer Verminderung (Hypoleukocytose) Platz. Zuweilen werden enorme Vermehrungen der Leukocyten unter gleichzeitigem Überwiegen der Lymphocyten beobachtet und man spricht sodann von Leukämie. Vermehrungen bis 3 ja $5 \cdot 10^5$ im mm^3 sind beobachtet.

In neuerer Zeit sind auch Zählungen der Plättchen von Brodie und Russell (J. of P. **21**, 1897, 390) ausgeführt worden, welche eine sehr beträchtliche Zahl derselben ergeben hat, $5—7 \cdot 10^5$, so daß diese Gebilde nach ihrer Häufigkeit zwischen die roten und weißen Körperchen zu stellen wären.

Zahl, Volum und Hämoglobingehalt der Erythrocyten stehen zueinander nicht in festen Beziehungen. So steigt z. B. nach Übergang zu einem höher gelegenen Wohnort die Zahl der Körperchen schon in den ersten Tagen empor, während die Hämoglobinmenge in der Raumeinheit des Blutes vorerst gleichbleibt, im einzelnen Körperchen also sinkt. Dieses Ergebnis betrachtet man als hervorgerufen durch den Zerfall vieler Erythrocyten in kleine Scheiben oder Mikrocyten. Eine Neubildung von Blutkörperchen soll erst später eintreten. In ähnlicher Weise scheint nach einem Blutverlust die Körperchenzahl und die Hämoglobinmenge pro Raumeinheit nicht proportional vermindert, weil es auch hier zur Spaltung von Erythrocyten kommt. (Köppe, Münch. med. Wochenschr. 1895. Man vgl. dagegen auch E. Abderhalden, Z. f. B. **43**, 1902, 125 u. 443). Eine andere Disproportionalität ist der Chlorose oder Bleichsucht eigentümtümlich, indem bei normaler Blutkörperchenzahl eine wesentliche Verminderung des Hämoglobingehaltes gefunden wird. Auch das umgekehrte kommt vor. Namentlich zeichnen sich gewisse Formen der konstitutionellen Anämien dadurch aus, daß bei stark verminderter Zahl der Blutkörperchen

der Hämoglobingehalt des Blutes nicht entsprechend abgenommen hat. Vgl. Krehl, Pathologische Physiologie, Leipzig 1898, S. 123.

Aus den erwähnten Beobachtungen folgt, daß die beschriebenen drei Methoden nicht sich gegenseitig vertreten können, sondern jede von ihnen einen selbständigen Wert besitzt.

Die Blutflüssigkeit.

Zur Untersuchung der Blutflüssigkeit dient in der Regel das Serum, weil es leichter zu gewinnen und in unverändertem Zustande zu erhalten ist, als das Plasma.

Das Serum ist meist eine klare, gelblich gefärbte, beim Schütteln stark schäumende, beim Eintrocknen klebrige Flüssigkeit, die rotes Lackmuspapier bläut. Auf dem Wasserbade eingedampft gerinnt es wie Hühnereiweiß zu einer Gallerte und trocknet schließlich zu einer spröden, gummiartigen Masse ein, die 8—9 % seines Gewichtes ausmacht. Auf dem Platinblech erhitzt, verkohlt der Trockenrückstand unter Ausstoßung von Dämpfen, die nach verbranntem Horn riechen. Nach vollständiger Verbrennung verbleibt eine nicht unbeträchtliche Aschemenge von etwa 1 %. Aus diesen Erfahrungen folgt, daß das Serum eine eiweißreiche, salzhaltige Lösung darstellt.

Wendet man eiweißfällende Mittel mit Vorsicht an, so bemerkt man, daß das Unlöslichwerden des Eiweißes schrittweise stattfindet, sog. fraktionierte Fällung. So fallen z. B. beim Erhitzen die Eiweißstoffe des Serums nicht bei einer Temperatur, sondern bei verschiedenen aus (vgl. Halliburton, J. of P. **5**, 1884, 152 und **7**, 1886, 319.

Ein viel besseres Mittel zur Trennung der verschiedenen Eiweiße des Serums ist die fraktionierte Ausfällung durch eine konzentrierte neutrale Lösung von Ammoniumsulfat. Vermischt man gleiche Volumina Serum und kaltgesättigte Ammonsulfatlösung, so erhält man einen voluminösen Eiweißniederschlag, dessen Filtrat bei neuem Zusatz der Salzlösung zunächst keine Fällung mehr gibt (Hofmeister und Kauder, A. e. P. **20**, 1886, 411). Wird jedoch mit dem Zusatz fortgefahren, bis das Volum der zugesetzten Salzlösung etwa $^1/_5$ von dem des Filtrates beträgt, so zeigt sich eine neue Trübung, die beim Serum des Pferdes in der Regel aus Kristallen besteht. Dieselben sind bei guter Ausbildung bis 1 mm lang und haben wie Bergkristalle die Form von sechsseitigen Prismen mit aufgesetzter Pyramide (Fig. 7 a. f. S.). Trennt man die Kristalle von der Mutterlauge und setzt zu letzterer neuerdings von der Ammonsulfatlösung, so lassen sich noch weitere Fällungen erzielen, die, soweit sie kristallinisch sind, andere Kristallformen zeigen als die Kristalle der ersten Fällung. (Gürber, Würzb. Sitzungsber. 1894, Michel, Würzb. Verh. 1895.)

Die Eiweißkörper, die durch eine mehr als halbe Sättigung des Serums mit Ammonsulfat ausfallen, werden als Albumine, speziell Serumalbumine, zusammengefaßt und den Serumglobulinen gegenübergestellt, die schon bei geringerer als halber Sättigung unlöslich werden. Die Albumine unterscheiden sich ferner durch eine niedrigere Gerinnungstemperatur, durch höheren Schwefelgehalt und eine schwächere Millonsche Reaktion von den Globulinen. Letztere sind z. T. in reinem Wasser unlöslich. Auch das Serumglobulin läßt sich in mindestens drei verschiedene Stoffe trennen, die aber bisher nicht kristallinisch erhalten werden konnten. (Helmbrecht, Diss., Würzb. 1897, Fuld und Spiro, Z. f. phl. Ch. **31**, 1900, 132.)

Fig. 7. Gürbers kristallisiertes Serumalbumin vom Pferde.

Die Kristallisierbarkeit des Serumalbumins gestattet, diesen Eiweißkörper in großer Menge analysenrein darzustellen. Die prozentische Zusammensetzung ergab sich zu

C 53,0 %
H 7,1 „
N 15,7 „
S 1,9 „
O 22,3 „

(Michel, Würzb. Verh. 1895). Der Schwefel ist, wie in allen Eiweißkörpern, z. T. als locker gebundener, durch Alkalien als Sulfid abspaltbarer, teils als fest gebundener vorhanden. Ersterer verhält sich zu letzterem der Menge nach wie 3 : 2. Es müssen demnach mindestens 5 Schwefelatome im Molekül vorhanden sein. Als kleinste ganzzahlige empirische Formel berechnet sich daraus

$$C_{755}H_{1215}N_{195}S_{10}O_{235}$$

(Middeldorf, Diss., Würzb. 1898). Das Molekulargewicht würde demnach etwas größer sein als das des Hämoglobins.

Noch mannigfaltiger, als die chemische Sonderung durch fraktionierte Ausfällung erkennen läßt, ist die Beschaffenheit der Eiweißstoffe des Serums, wenn sein biologisches Verhalten einer Prüfung unterworfen wird.

Es ist durch v. Fodor, Nutall, Flügge und besonders von H. Buchner (A. f. Hygiene **10**, 1900, 84) gezeigt worden, daß das Serum der verschiedensten Tiere auf gewisse Bakterien eine entwickelungs-

hemmende oder tötende, die „baktericide“ Wirkung entfaltet. Dieselbe ist jedenfalls auf Rechnung gelöster Stoffe zu setzen, deren verwickelte Struktur aus der Erfahrung folgt, daß die baktericide Eigenschaft beim Stehen des Serums allmählich, beim Erhitzen auf 55 Grad innerhalb einer halben Stunde vollständig erlischt und in seiner Stärke von einer großen Zahl von Bedingungen abhängig ist, unter welchen der Gehalt des Serums an Salzen von hervorragender Bedeutung ist. Kurz, es zeigen sich Abhängigkeiten, die es sehr wahrscheinlich machen, daß die wirksamen Stoffe, die sog. Alexine, Eiweißkörper bezw. Proteïde sind.

Neben diesen angeborenen Schutzstoffen hat man auch erworbene kennen gelernt, welche sich durch ihre ganz spezifische Wirkung auf bestimmte Keime oder deren Gifte (Toxine) auszeichnen und ihre Bedeutung teils in der Neutralisation der Gifte, teils in der Lösung oder Verklebung (Agglutination) der Bakterien besitzen. In neuester Zeit endlich hat sich herausgestellt, daß durch Injektion beliebiger Eiweißkörper spezifisch reagierende Stoffe innerhalb des Tierkörpers herangezüchtet werden können, so daß die Vielheit der möglichen „Antikörper“ eine kaum übersehbare ist. Bedenkt man, daß wohl jeder erwachsene Organismus eine oder mehrere Infektionskrankheiten überstanden hat, oder Impfungen unterworfen worden ist, so müssen, abgesehen von den Alexinen, dem Blutserum als normale Bestandteile eine größere oder kleinere Zahl von Stoffen zugeschrieben werden, welche sich durch die aufgezählten, höchst wichtigen biologischen Reaktionen auszeichnen, einem Nachweis auf anderem Wege aber gegenwärtig nicht zugänglich sind, wofür neben der unbekannten Konstitution ihre sehr geringe Menge verantwortlich zu machen ist. Es ist leicht zu sehen, daß der Eiweißchemie des Serums noch große Aufgaben bevorstehen. Vgl. Dieudonné, Schutzimpfung und Serumtherapie, Leipzig 1903.

Verwandt der keimtötenden Wirkung des Blutserums ist seine globulicide Wirkung. Man versteht darunter die Eigenschaft des Serums, fremde Blutkörperchen zu zerstören, so daß ihr Farbstoff austritt. Diese Eigenschaft ist allerdings in sehr verschiedenem Grade entwickelt, anscheinend am stärksten bei den Raubtieren, deren Serum die Blutkörper aller untersuchten Blutarten schädigt. Je stärker globulicid ein Serum wirkt, desto widerstandsfähiger sind dessen Blutkörper. So zerstört das Katzenblutserum die Blutkörper von Kaninchen, Pferd, Hammel, Ochs, Schwein, Mensch und Hund, während die Katzenblutkörper in dem Serum der genannten Blutarten nicht zerstört werden. (Gürber, Festschrift für A. Fick, Braunschweig 1899, S. 123.)

Die globulicide Wirkung des Serums ist vergänglicher Natur. Sie schwindet bei Zimmertemperatur allmählich in einigen Tagen, erst nach Wochen im Eisschrank. Eine Temperatur von 50° macht das Serum in

zwei Stunden unwirksam. Aus diesem Verhalten sowie aus der verschieden, artigen Beeinflussung der globuliciden Wirkung, je nachdem das Serum mit Wasser oder neutralen Salzlösungen versetzt wird, hat H. Buchner (Münch. med. Woch. 1892 und Archiv f. Hygiene **17**, 1893) geschlossen daß auch dieser Wirkung Eiweißkörper zu grunde liegen. Durch Aussalzen des Serums konnte er aus demselben Eiweißkörper isolieren, die bei Wiederauflösung deutlich globulicide Eigenschaften zeigten. Daß die fragliche Wirkung nicht auf Verschiedenheiten des osmotischen Druckes oder der Alkaleszenz beruht, ist von Gürber (a. a. O.) gezeigt worden.

Neben den Eiweißkörpern finden sich im Serum noch andere Stoffe organischer Natur, wenn auch in geringerer Menge. Durch Fett in emulgierter Form wird das Serum sehr häufig getrübt, während einer Verdauungsperiode bis zu milchigem Aussehen. Neben den gewöhnlichen Neutralfetten findet man auch Fettsäureester des Cholesterins (Hürthle, Z. f. phl. C. **21**, 1896, 331). Die Kohlehydrate sind vertreten durch Traubenzucker, der ein ständiger Bestandteil des Blutes in der Konzentration von 1—2 p. m. ist; zuweilen durch Rohrzucker, wenn solcher in reichlicher Menge in der Nahrung eingeführt wird, und durch Milchzucker, der sich während der Laktationsperiode des Weibes im Blute findet. Als Zersetzungsprodukt der Kohlehydrate ist die Milchsäure aufzufassen, die sich zuweilen in erheblicher Menge im Blute nachweisen läßt. Als Zersetzungsprodukte der Eiweißkörper sind hier anzuführen: vor allem der Harnstoff, das ihm nahestehende Kreatin (bezw. dessen Lakton, das Kreatinin), das als Bestandteil der Muskeln bekannt ist, Karbaminsäure, Harnsäure u. a., alle in sehr geringer Konzentration, z. B. Harnstoff in einer Menge von etwa $^1/_{20}$ %.

Da jeder Stoff, der in den Körper gelangt und dort verwendet, umgesetzt oder unverändert ausgeschieden wird, als solcher oder in seinen Umwandlungs- und Zersetzungsprodukten einmal Bestandteil des Blutes werden muß, so ließe sich die Zahl der möglichen Bestandteile des Serums ins Unübersehbare vermehren.

Eine eingehendere Besprechung verdienen die Salze des Serums und die zweckmäßig gleich mit zu erwähnenden der Blutkörperchen.

Die analytische Chemie steht bei dem Unternehmen der Bestimmung dieses Salzgehaltes vor der Schwierigkeit, daß die zum Nachweis der anorganischen Bestandteile zu verwendenden Reagentien in der Regel auch die Eiweißkörper und andere organischen Bestandteile des Serums angreifen und fällen. Es entsteht daher die Aufgabe, die organischen Bestandteile vorerst zu entfernen. Dies kann durch Veraschung geschehen, d. h. man verdampft das Serum zur Trockne und glüht den Rückstand vorsichtig aus, um alle organische Substanz zu vergasen. Auf diese Weise wurden die ausgezeichneten Analysen von C. Schmidt in Dorpat durchgeführt.

Leider gibt die Methode für Schwefelsäure, Phosphorsäure und Kohlensäure unrichtige Werte. Bei der Verbrennung des Serum-Eiweißes wird ein Teil des Schwefels zu Schwefelsäure oxydiert, phosphorhaltige Verbindungen (z. B. Lecithin) liefern Phosphorsäure, welche dann als Bestandteile der Salze des Serums gerechnet werden. Ebenso entsteht bei der Verbrennung Kohlensäure, so daß die Herkunft der in der Asche gefundenen zweifelhaft bleibt.

Die Analysen von C. Schmidt ergaben für Serum bezw. Körperchen des Menschenblutes folgende Zahlen (vgl. Bunge, Lehrb. d. physiolog. Chemie, Leipzig 1894, S. 223):

In 1000 gr Serum sind enthalten:		In 1000 gr Blutkörperchen sind enthalten:	
	gr		gr
Chlor	3,565	Chlor	1,750
Schwefelsäure	0,130	Schwefelsäure	0,061
Phosphorsäure	0,146	Phosphorsäure	1,355
Kalium	0,317	Kalium	3,091
Natrium	3,438	Natrium	0,470

Wie eine Betrachtung dieser Zahlen ergibt, ist die Menge der Säuren derjenigen der Basen nicht äquivalent. Im NaCl verhalten sich Na zu Cl wie 23 zu 35,5 oder ungefähr wie 2 zu 3, während im Serum kaum mehr Cl vorhanden ist als Na. Die starke Alkaleszenz, die man demgemäß im Blute erwarten sollte, ist indessen nicht vorhanden, offenbar, weil die Basen durch andere Säuren gesättigt sind. Da hierzu die durch die Aschenanalyse nachgewiesenen Mengen von Schwefelsäure und Phosphorsäure nicht ausreichen, muß auch die Kohlensäure daran beteiligt sein, die im Körper stets reichlich zur Verfügung steht. Es läßt sich somit das Serum in bezug auf seine mineralischen Bestandteile auffassen als eine Lösung, in welcher den Kationen K, Na, Ca und Mg die Anionen Cl, SO_4 und CO_3, vielleicht auch noch kleine Mengen von PO_4 gegenüberstehen, wobei sich jedoch nicht näher angeben läßt, in welchen Mengen die einzelnen Verbindungen vorhanden sind. Man kann nur sagen, daß sich ein Gleichgewichtszustand einstellen wird, in welchem sowohl die einzelnen Ionen als die Verbindung jeder Base mit jeder der vorhandenen Säuren vertreten sein muß. Dabei wird von den Verbindungen des Na mit CO_3 je nach der Menge der letzteren auch eine Verschiebung der Anteile eintreten, welche auf das primäre, das sekundäre Salz und auf die gelöste CO_2 entfallen. Daß das Serum primäres oder saures Natriumkarbonat enthält, zeigt folgender Versuch: Neutrales Lackmuspapier wird durch Serum nur sehr wenig gebläut; an der Luft dunkelt aber die Farbe nach,

weil bei dem Abdunsten der Kohlensäure das stärker alkalisch reagierende sekundäre Salz entsteht.

Bei der Unbrauchbarkeit der Aschenanalyse zur Darstellung des SO_4-, PO_4- und CO_3-Gehaltes versuchte Gürber durch Dialyse die in Blutwasser des Pferdes gelösten Salze von den Eiweißkörpern zu trennen. (Würzb. Verh. 1894, Würzb. Sitzgsber. 1895.) Er fand für die elektropositiven Bestandteile ähnliche Werte wie C. Schmidt, dagegen eine wesentlich geringere Menge von Schwefelsäure und keine Phosphorsäure.

Die Dialysenmethode kann auch auf die Körperchen ausgedehnt werden, wenn sie durch Quellung zur Abgabe der in ihnen enthaltenen Lösungen veranlaßt sind, doch ist eine vollständige quantitative Analyse auf diesem Wege noch nicht durchgeführt. Nur das Verhältnis zwischen K und Na wurde bestimmt und gefunden, daß es für verschiedene Blutarten sehr wechselnd ist. (Thelen, Diss., Würzbg. 1897.)

Vergleicht man zwei Dialysate, welche aus dem Serum bezw. aus den Körperchen gewonnen sind, qualitativ miteinander, so ist der Phosphorsäuregehalt der Körperchen und das Überwiegen des Kaliums sehr leicht zu demonstrieren.

Die Dialysenmethode gestattet indessen nicht nur die Korrektur der Werte für SO_4 und PO_4, sondern sie hat in ihrer Anwendung auf das Serum und in beständiger Vergleichung mit der Aschenanalyse noch weitere interessante Aufschlüsse ergeben. Der Vergleich der Asche mit dem Dialysat des Serums ergibt nämlich für die einzelnen mineralischen Bestandteile ein gegensätzliches Verhalten. Während das Chlor sich verhält wie ein frei in Lösung befindlicher Körper, so daß beide Analysen identische Resultate ergeben, gilt dies nicht für das Na und Ca. Für diese ergibt die Aschenanalyse höhere Werte als die Dialyse. Das Verhalten der geringen im Serum enthaltenen Menge von K ist noch nicht untersucht.

Es ist bekannt, daß beim Sättigen mit Kohlensäure das Blut stärker alkalisch wird. Diese von Zuntz (Zentralbl. f. d. med. Wiss. 1867) zuerst gefundene Tatsache wurde aufgefaßt als der Ausdruck des Übertrittes von Alkali aus den Blutkörperchen in das Serum. Gürber fand indessen die Zunahme der Alkaleszenz auch beim Einleiten der Kohlensäure in das von den Körperchen getrennte Serum; gleichzeitig verschwindet der Unterschied zwischen den Ergebnissen der beiden Analysen. Man muß annehmen, daß im kohlensäurearmen Serum ein Teil des Na und Ca an die Eiweißkörper gebunden ist, die in diesem Falle die Rolle schwacher Säuren spielen und daß die Kohlensäure diese Bindung spaltet. Außerdem findet bei der Sättigung des Serums mit CO_2 noch eine Verschiebung der SO_4 statt, da diese hinterher in größerer Menge im Dialysat erscheint.

Noch verwickelter gestalten sich die Verhältnisse, wenn die Sättigung mit CO_2 nicht am Serum, sondern am Gesamtblut vorgenommen wird. Das Serum wird, wie schon Nasse beobachtete, ärmer an Chlor, die Blutkörperchen daran reicher. Ferner findet eine Konzentrationserhöhung im Serum durch Übertritt von Wasser aus demselben in die Blutkörperchen statt, wobei dieselben ihr Volum deutlich vergrößern (Gürber, Würzb. Ber. u. Verh. 1895, Petry, B. z. ch. P. 3, 1902, 247).

Die Wanderung des Chlors ist schwer verständlich. Das Auftreten freier Salzsäure ist unwahrscheinlich, der Transport von Chlorionen nur möglich, wenn ein anderer elektronegativer Bestandteil in entgegengesetzter Richtung wandert. Dabei bleibt befremdlich, daß die Wand der Blutkörperchen, die nach dem gegenwärtigen Wissen für die mineralischen Bestandteile des Serums nicht durchgängig ist, die Chlorionen passieren lassen sollte.

Die Undurchgängigkeit für die Serumsalze bezw. deren Ionen muß angenommen werden wegen der verschiedenen Zusammensetzung der mineralischen Bestandteile in- und außerhalb der Körperchen, die zeitlebens bestehen bleibt. Es kann auch gar nicht zweifelhaft sein, daß diese Stoffe innerhalb der Körperchen in wirklicher Lösung vorhanden und nicht etwa an das Stroma gebunden sind. Es ist schon oben darauf hingewiesen worden, daß die Form der Blutkörperchen, abgesehen von ihrer Struktur, bedingt ist durch das Gleichgewicht der osmotischen Drucke, da sie auf jede Änderung desselben außerhalb sofort durch Formänderung reagieren. Die Tatsache, daß bei Ersatz des Serums durch eine Salz- oder Rohrzuckerlösung die Blutkörper nur dann ihre Form bewahren, wenn die Konzentration 0,9 NaCl oder 8,5 Rohrzucker beträgt, was einem osmotischen Druck von 6 Atm. entspricht, beweist, daß auch im Innern der Blutkörper ein solcher Druck herrschen muß.

Man sieht demnach, daß die mineralischen Bestandteile des Blutes sehr wichtige Funktionen zu erfüllen haben, indem sie nicht nur für das Gleichgewicht der osmotischen Drucke aufzukommen haben, sondern auch für den Austausch der CO_2 eine fundamentale Bedeutung besitzen. Die Bindung der Alkalien an die Eiweißkörper des Blutes kann aufgefaßt werden als eine Einrichtung, durch die das Blut befähigt wird, wechselnde Mengen von Kohlensäure ohne Änderung seiner Alkaleszenz aufzunehmen.

Nachdem bisher nur die Zusammensetzung des Serums besprochen worden ist, sei zum Schlusse noch die des Plasmas erörtert. Letzteres unterscheidet sich von dem Serum dadurch, daß es das Fibrin in einer löslichen Form noch enthält. Diese Vorstufe des Fibrins, das Fibrinogen hat die Eigenschaften und elementare Zusammensetzung eines Eiweißkörpers, unterscheidet sich aber von den Globulinen und Albuminen des Serums dadurch, daß es leichter ausgesalzen werden kann. Es fällt bereits zum größten Teile aus, wenn das Plasma mit dem gleichen Volum

einer gesättigten NaCl-Lösung versetzt wird. Der Niederschlag hat aber nicht die Form eines Fibringerinnsels, er ist amorph, läßt sich abfiltrieren und neuerdings in Wasser lösen. Man erhält durch wiederholte Fällung schließlich ziemlich reine Fibrinogenlösungen, die ohne Gerinnung bis zur Fäulnis aufbewahrt werden können. Sie können aber in kurzer Zeit ein typisches Fibringerinnsel abscheiden, wenn man ein wenig defibriniertes Blut, Serum oder eine winzige Fibrinflocke hineingibt. Die Notwendigkeit eines solchen Zusatzes zur Hervorrufung der Gerinnung in Lösungen von Fibrinogen oder in Transsudaten, die diesen Stoff enthalten, ist zuerst von Buchanan, später nochmals von A. Schmidt festgestellt worden. Letzterer nannte den im geronnenen Blute, bezw. in dessen Bestandteilen vermutlich vorhandenen, die Gerinnung herbeiführenden Stoff Fibrinferment oder Thrombin. A. g. P. **6**, 1872, 413 und Hammarsten, Physiolog. Chemie, Wiesbaden 1899, 128.

Der Ausdruck Ferment wird hier gebraucht, weil zur Einleitung der Gerinnung offenbar minimale Thrombinmengen genügen und weil im allgemeinen der Anstoß zur Gerinnung von einer (bereits geronnenen) Lösung auf eine zweite (noch nicht geronnene) übertragen werden kann. Auf die sonstigen Eigenschaften der als Fermente bezeichneten Stoffe wird im 6. Teile eingegangen werden.

Wie die Gerinnung des Plasmas ist auch die des ganzen Blutes bedingt durch die Umwandlung des Fibrinogens in die als Fibrin bekannte unlösliche Modifikation. Hierbei werden die Blutkörperchen von den Fäden des Gerinnsels zusammengehalten, durch deren Schrumpfung sich dann der Blutkuchen von dem Serum trennt.

Der auf die beschriebene Weise vor sich gehenden sog. spontanen Gerinnung des extravaskulären Blutes steht nun die andauernd flüssige Beschaffenheit des intravaskulären gegenüber. Der Gegensatz ist allerdings kein vollständiger. Gerinnung des Blutes ist auch innerhalb der Gefäße möglich und zwar nicht nur an der Leiche, sondern auch am Lebenden. Verschließt man z. B. ein Blutgefäß durch Ligatur, so findet man in ihm das Blut nach einiger Zeit geronnen. Die Gerinnung erstreckt sich stromauf- und -abwärts bis zur nächsten Teilungsstelle. Auf dieser Thrombosierung unwegsam gemachter Gefäße beruht überhaupt die Möglichkeit, Wege des Blutstroms ohne Gefahr einer Nachblutung dauernd zu verlegen.

Genaueres Studium des Vorganges hat gelehrt, daß die Thrombosierung des Gefäßes von der Stelle ausgeht, an welcher die Gefäßwand geschädigt ist. Ebenso gerinnt das Blut, wenn es außerhalb der Gefäße mit den Geweben, namentlich geschädigten Geweben in Berührung kommt. In jeder Wunde sind demnach Gerinnung bewirkende Stoffe vorhanden. Die Tatsache, daß das Blut innerhalb der Gefäße flüssig bleibt, führt zu der Annahme, daß entweder die unversehrte Gefäßwand überhaupt keine Stoffe an das Blut abgibt, oder nur solche,

welche nicht gerinnend wirken eventuell sogar gerinnungswidrig. Letztere Möglichkeit muß nämlich um so mehr ins Auge gefaßt werden, als die Gerinnung verzögernde oder aufhebende Wirkungen von Stoffen vielfach beobachtet ist. Die bekanntesten Stoffe dieser Art sind die Albumosen der Magenverdauung, die in das Blut des Fleischfressers eingespritzt dasselbe für mehrere Stunden ungerinnbar oder schwer gerinnbar machen. Ähnliche Wirkungen sind von Gewebsextrakten, Schlangengiften u. a. bekannt. Vgl. Wooldridge, Die Gerinnung des Blutes, Leipzig 1891, Ch. J. Martin, J. of P. **15**, 1893, 380. Endlich gibt es Individuen, deren Blut nicht oder nur äußerst schwer gerinnt, eine Eigenschaft, die leicht lebensgefährlich wird (Bluterkrankheit, Hämophilie).

Kommt es zu einer Gerinnung innerhalb des Körpers, so kann dieselbe nicht in derselben Weise vor sich gehen wie außerhalb. Denn Injektion von Flüssigkeiten, die Fibrinferment von großer Wirksamkeit enthalten, ist gänzlich unschädlich. Man muß daher annehmen, daß entweder Stoffe vorhanden sind, welche das eingeführte Fibrinferment sogleich binden und unschädlich machen, oder daß der Stoff fehlt, auf den das Ferment seine Wirkung entfalten sollte: das Fibrinogen.

Letzteres ist nach den Beobachtungen Wooldridge's in der Tat sehr wahrscheinlich. Derselbe zeigte nämlich, daß wässerige Gewebsextrakte einen Stoff enthalten, welcher das Blut im Innern der Gefäße sofort zum Gerinnen bringt, auf extravaskuläres Salzplasma aber unwirksam ist und auch selbst durch Fibrinferment nicht gerinnt. Auch das oben erwähnte Peptonplasma wird durch die Gewebsextrakte koaguliert, nicht aber durch Ferment. Durch wiederholte Ausfällung und Lösung läßt sich der gerinnende Stoff des Peptonplasmas so verändern, daß er auf Ferment reagiert, also in Fibrinogen umgewandelt wird, und weiter in Fibrin.

Es gewinnt daher den Anschein, als ob ein Stoff oder Stoffe im intravaskulären Blute vorhanden wären, welche als Vorstufen des Fibrinogen anzusehen sind, und daß neben dieser Umwandlung auch die Bildung von Fibrinferment einhergeht, worauf dann die bekannte Reaktion stattfindet. Nach der Ansicht der meisten Autoren entsteht das Ferment aus den morphologischen Bestandteilen des Blutes, da ja bekannt ist, daß bei der Gerinnung fast alle Thrombocyten zu grunde gehen. Eine notwendige Voraussetzung ist der Zerfall jedoch nicht, da von den Zellen getrenntes Pepton- oder Oxalatplasma, in denen der größte Teil dieser Gebilde erhalten bleibt, durch geeignete Mittel zur Gerinnung gebracht werden kann. Es ist wohl denkbar, daß die Zellen das Ferment nur absondern und daß ihr Zerfall eine sekundäre Erscheinung ist (vgl. Bayon, Z. f. B. **45**, 1903, 104).

Dritter Teil.

Die Arbeit des Herzens.

Die verschiedene Farbe des arteriellen und venösen Blutes, entsprechend dem ungleichen Sauerstoffgehalt, die wechselnde Verteilung des Natriums und des Chlors je nach dem Gehalt des Blutes an Kohlensäure, haben bereits auf örtliche Unterschiede in der Zusammensetzung des Blutes hingewiesen; weitere derartige Unterschiede werden später noch zur Sprache kommen. Sie würden noch größer sein, wenn das Blut nicht in beständiger Bewegung und Durchmischung erhalten würde.

Die Eigentümlichkeit der Blutbewegung besteht darin, daß eine begrenzte Menge Flüssigkeit, innerhalb einer anatomisch vorgezeichneten in sich geschlossenen Bahn in stets gleicher Richtung kreist — Kreislauf des Blutes.

Die Menge des Blutes wird beim Menschen zu $^1/_{13}$ bis $^1/_{14}$ des Körpergewichts angenommen auf Grund von Bestimmungen von Welker (Z. f. rat. Med. 1858, Ser. 3, Bd. 4, S. 147) an zwei menschlichen Leichen. Dies gibt für einen Menschen von 70 Kilo ein Blutgewicht von etwa 5 Kilogramm und ein Volumen von fast 5 Liter.

Die Blutbewegung geschieht im allgemeinen in geschlossenen Bahnen, den Blutgefäßen, deren Konfiguration für manche Organe, wie z. B. für die Milz noch fraglich ist. Für den vorliegenden Zweck ist es indessen erlaubt, die Betrachtung dadurch zu vereinfachen, daß für jede Entfernung vom Herzen die Querschnitte aller Einzelgefäße zu einem Gesamtquerschnitt zusammengelegt werden, so daß das ganze Gefäßsystem des großen und ebenso des kleinen Kreislaufs zu je einem einzigen Rohre reduziert wird. Durch vielfache Messungen ist festgestellt, daß die Summe der Querschnitte der Äste eines Gefäßes stets größer ist als der einfache Querschnitt des Stammes. Es wird daher das einfache, das Gefäßsystem schematisch darstellende Rohr mit zunehmendem Abstand vom Herzen zuerst bis zu den

Kapillaren sich erweitern, beim Übergang zu den Venen sich wieder verjüngen und im Niveau des Eintrittes der beiden Venae cavae in den rechten Vorhof einen Gesamtquerschnitt aufweisen, der nicht viel größer ist als der der Aorta. Im allgemeinen wird sich demnach zu jedem venösen Gesamtquerschnitt ein gleichweiter arterieller nachweisen lassen.

Findet durch ein derartig ungleichweites Rohr ein gleichmäßig andauerndes (stationäres) Fließen statt, so zeigt die Strömung folgende Eigentümlichkeiten:

1. Es geht durch jeden Querschnitt der Bahn in der Zeiteinheit dieselbe Flüssigkeitsmenge hindurch mit anderen Worten die Volumgeschwindigkeit ist für jeden Querschnitt die gleiche. Wählt man als Zeiteinheit die Sekunde, so kann man die innerhalb derselben durchtretende Flüssigkeitsmenge das Sekundenvolum nennen und die Gleichheit desselben für alle Querschnitte behaupten. Wäre dieser Bedingung nicht Genüge geleistet, ließen sich zwei Querschnitte angeben, durch welche ungleiche Sekundenvolumina flössen, so müßte der zwischen den beiden Querschnitten gelegene Abschnitt der Bahn sich früher oder später entweder entleeren oder die ganze Flüssigkeitsmenge in sich aufsammeln.

Ist aber die Volumgeschwindigkeit trotz Verschiedenheit der Querschnitte überall gleich, so muß die Geschwindigkeit, mit der die einzelnen Flüssigkeitsteilchen durch die Querschnitte hindurchtreten, die sog. Stromgeschwindigkeit, eine verschiedene sein und zwar um so größer je kleiner der Querschnitt. Stromgeschwindigkeit und Querschnitt sind einander umgekehrt proportional.

Bewegung einer Flüssigkeit setzt das Vorhandensein von Druckunterschieden voraus. Durch das Fließen werden die Druckunterschiede wieder aufgehoben. Ein beständiges Fließen kann daher nur durch eine beständige Erzeugung von Druckunterschieden unterhalten werden und darin besteht die Leistung des Herzens. Stellt das Herz seine Tätigkeit ein, so fließt noch Blut solange aus den Arterien in die Venen bis die Druckunterschiede überall ausgeglichen sind; es resultiert die Blutverteilung der Leiche.

Soll der zur Unterhaltung des Fließens nötige Arbeitsaufwand gemessen werden, so wird es vorteilhaft sein die Aufgabe erst an einem Schema zu lösen und dann die Übertragung auf die wirklichen Verhältnisse zu versuchen. Ein solches Schema ist oben geschaffen worden durch die Umwandlung des verästelten Gefäßsystems in ein einfaches Rohr. Man kann aber noch weiter gehen und das Rohr von veränderlichem Querschnitt ersetzen durch eines von konstantem Querschnitt. Es werde also ein einfaches überall gleichweites, horizontal liegendes Rohr, von einem Druckgefäß aus mit Wasser durchströmt. Anstatt den Druck im Standgefäß dadurch konstant zu halten, daß wie im Herzen das aus dem Ende des Rohres kommende Wasser neuerdings auf den ursprünglichen Druck ge-

bracht wird, läßt man es frei ausfließen, nimmt aber das Druckgefäß so groß, daß während der Beobachtungszeit keine merkliche Druckverminderung stattfindet. Man hat dann wieder zwischen den beiden Enden des Rohres konstante Druckunterschiede und demgemäß einen stationären Strom (Fig. 8).

Die hierzu aufzuwendende Arbeit läßt sich nun auf zweierlei Weise bestimmen. Erstens durch Multiplikation des Sekundenvolums mit dem Druckverlust, den es auf dem Wege von dem Druckgefäß bis zur freien Mündung der Röhre erleidet. Es ist das die aus dem Energievorrat des Druckgefäßes verloren gehende Energie. Und zweitens durch die lebendige Kraft des aus der Röhre hervorstürzenden Wassers. Es ist das die Energie,

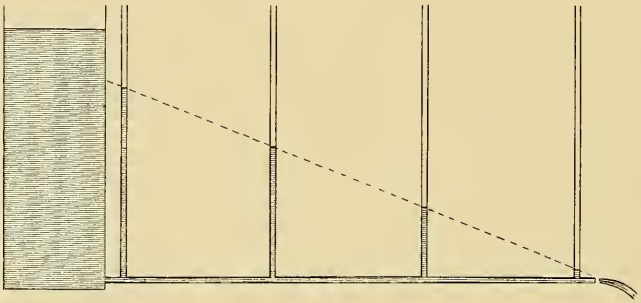


Fig. 8. Druckgefälle in einem Rohre von unveränderlichem Querschnitt.

welche bei dem Vorgange gewonnen wird. Die beiden Bestimmungen geben in dem vorliegenden Falle folgende Werte:

I. Eine Volumgeschwindigkeit von 650 cm^3 in 10 Sekunden, also ein Sekundenvolum von 65 cm^3 (oder 0,065 Sekundenliter). Der Druck im Niveau der Ausflußröhre ist gleich dem einer Wassersäule von 1 m Höhe oder ungefähr 100 gr-gewicht auf den cm^2. Die vom Gefäße sekundlich verlorene Energie ist demnach

$$65 \text{ cm}^3 \times 100 \text{ gr-gewicht/cm}^2 = 6500 \text{ cm gr-gewicht.}$$

II. Das Sekundenvolum von 65 cm^3 kommt hervor aus einer Röhre von 0,33 cm^2 Querschnitt. Die mittlere Geschwindigkeit der Wasserteilchen oder die mittlere Stromgeschwindigkeit ist demnach

$$\frac{65 \text{ cm}^3/\text{sec}}{0{,}33 \text{ cm}^2} \text{ oder rund } 200 \text{ cm/sec.}$$

Setzt man die Masse der 65 cm^3 Wasser gleich 65 gr, so erhält man für die lebendige Kraft des hervorstürzenden Wassers ($\frac{1}{2}$ mv^2) den Wert

$$\tfrac{1}{2} \times 65 \times 40000 \text{ gr cm}^2/\text{sec}^2 = 1300000 \text{ erg.}$$

BOSTON MEDICAL LIBRARY MAY 8 1918

Benützt man statt der absoluten Arbeitseinheit die 981 mal grössere praktische Einheit (cm-gr-gewicht), so findet man die lebendige Kraft des Wassers zu rund

1300 cm gr-gewicht.

Der Versuch ergibt einen bedeutenden Fehlbetrag auf seiten der Strömungs- oder Bewegungsenergie. Nur $^1/_5$ der vom Reservoir verlorenen Volumenergie erscheint wieder in Form von Bewegungsenergie; die übrigen $^4/_5$ müssen in eine andere Energieform übergeführt worden sein.

Eine nähere Betrachtung des Schemas Fig. 8 gibt über die Art des Verbrauches Auskunft. Beobachtet man den Druck, der in verschiedenen Querschnitten des horizontalen Rohres herrscht durch aufgesetzte Steigröhren, so bemerkt man, daß derselbe nicht überall gleich Null ist, wie es sein müßte, wenn der Druck des Reservoirs ausschließlich zur Beschleunigung der strömenden Wassermengen verbraucht würde. Man findet allerdings den Druck gleich im Anfangsstück der Röhre niedriger als im Druckgefäß; der Abfall ist aber gering und beträgt in dem vorliegenden Falle etwa 20 cm oder $^1/_5$ des ganzen Druckes von 100 cm Wasser; die übrigen 80 cm gehen erst auf dem Wege durch das horizontale Rohr verloren, wobei sich zeigt, daß die Abnahme proportional der Länge stattfindet und daß erst am freien Ende des Rohres der Druck Null erreicht wird. Da die Geschwindigkeit der Wasserteilchen in dem überall gleichweiten Rohr in jedem Querschnitt die gleiche ist, eine Änderung ihrer lebendigen Kraft nach Eintritt in das Rohr also nicht mehr stattfindet, so kann der Grund für die in jeder Längeneinheit der Röhre gleiche Druckabnahme nur gelegen sein in einem Arbeitsaufwand, der in jedem Stück der Röhre zu bestreiten ist; es handelt sich um die Überwindung des Reibungswiderstandes, der in jeder strömenden Flüssigkeit entsteht.

Es ist demnach gerechtfertigt den zu Verlust gehenden Druck des Reservoirs in zwei Teile zu zerlegen. Der eine als Geschwindigkeitshöhe des Druckes bekannt, beschleunigt das Sekundenvolum bis zu seiner innerhalb der Röhre konstanten Geschwindigkeit, der zweite Teil, die Widerstandshöhe, dient zur Überwindung der gegen die Strömung wirkenden Reibungskräfte. Der Geschwindigkeitshöhe proportional ist die Arbeitsleistung, die in der lebendigen Kraft der ausströmenden Flüssigkeit zum Ausdruck kommt. Die der Widerstandshöhe entsprechende Energiemenge wird in Wärme verwandelt und geht durch Strahlung und Leitung verloren.

Das Ergebnis des schematischen Versuchs kann nun sofort auf den Kreislauf übertragen werden. So vielfach verzweigt und ungleich weit die Blutgefäße auch sein mögen, unter Voraussetzung eines stationären Stromes d. h. eines konstanten Wertes für das Sekundenvolum in jedem Gesamtquerschnitt der Bahn, muß auch der Druckunterschied zwischen Anfang und Ende der Bahn konstant sein. Läßt sich die Größe dieses Druckunterschiedes sowie das Sekundenvolum bestimmen, so ist die Energie-

menge bekannt, die zur Überwindung der Reibung erforderlich ist. Es fehlt dann nur noch die Kenntnis der lebendigen Kraft des Blutes, um den vollen Wert der Herzarbeit, zunächst für den betrachteten Abschnitt des Kreislaufs zu ermitteln.

Messung des Blutdrucks. Zur Messung der Druckunterschiede zwischen Arterie und Vene eines Kaninchens können wie bei dem Schema Steigröhren benützt werden. Verbindet man ein Steigrohr mit dem zentralen Stumpf einer durchschnittenen Vena jugularis externa, so dringt das Blut gar nicht in die Röhre ein. Der Druck ist hier nicht merklich verschieden von dem atmosphärischen. Verbindet man dagegen das Rohr mit dem zentralen Stumpf einer durchschnittenen Carotis, so erhebt sich die Blutsäule bis zu einer Höhe von 100 cm, zuweilen selbst darüber. Da das spezifische Gewicht des Blutes nur wenig höher ist als das des Wassers, so sind 100 cm Blut merklich gleich $^1/_{10}$ Atmosphäre.

Beobachtet man die Blutsäule, die dem arteriellen Druck das Gleichgewicht hält genauer, so bemerkt man, daß namentlich am tief narkotisierten Tier ihre Höhe lange Zeit konstant bleibt; sie weist nur rasch aufeinander folgende hüpfende Bewegungen auf, deren Umfang indessen so klein ist im Verhältnis zur Gesamthöhe des Druckes, daß sie vorläufig außer acht bleiben dürfen. Ebenso ist in der Vene der äußerst geringe Druck merklich konstant, so daß von einer unveränderlichen Druckdifferenz zwischen Arterie und Vene gesprochen werden kann. Damit ist das Vorhandensein eines stationären Stroms aus den Arterien in die Venen sichergestellt.

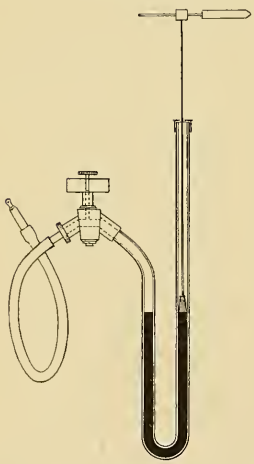


Fig. 9. C. Ludwigs registrierendes Quecksilbermanometer.

Die Messung der Drucke durch das Steigrohr, wie sie zu Anfang des 18. Jahrh. von Hales (Statical Essays vol. II) geübt worden ist, gibt zwar ein sehr anschauliches Resultat, ist aber sonst wenig empfehlenswert. Die langen Steigröhren sind sehr unhandlich, das Blut gerinnt in ihnen und der Blutverlust ist für kleine Tiere ein erheblicher. Man nimmt daher nach dem Vorgange Poiseuilles (Thèse, Paris 1828) als druckmessende Flüssigkeit Quecksilber, wodurch die Steighöhen auf weniger als ein Dreizehntel verkleinert werden.

Um ein Eindringen des Quecksilbers in das Blutgefäß zu vermeiden, gibt man der Steigröhre U-form, füllt sie zur Hälfte mit Quecksilber und hat nun den Vorteil, dass man in den offenen Schenkel eine Schreibvorrichtung einsenken kann, welche auf dem Quecksilber schwimmt und alle Bewegungen desselben mitmacht, so daß eine

dauernde Registrierung des Druckes möglich wird, Fig. 9 (C. Ludwig, A. f. A. u. P., 1847, 261). Freilich gibt der Schwimmer nur an, um wieviel das Quecksilber im offenen Schenkel gestiegen ist. Sind aber die beiden Schenkel gleichweit, so muß dem Steigen des Quecksilbers auf der einen Seite ein gleich tiefes Sinken auf der anderen Seite entsprechen, so daß man die wirkliche Niveaudifferenz erhält, indem man die Kurvenordinate verdoppelt. Das Instrument ist als Quecksilbermanometer bekannt.

Bei der Ausführung des Versuchs wird das Manometer durch einen mit gerinnungswidriger Flüssigkeit gefüllten Schlauch mit dem Blutgefäß

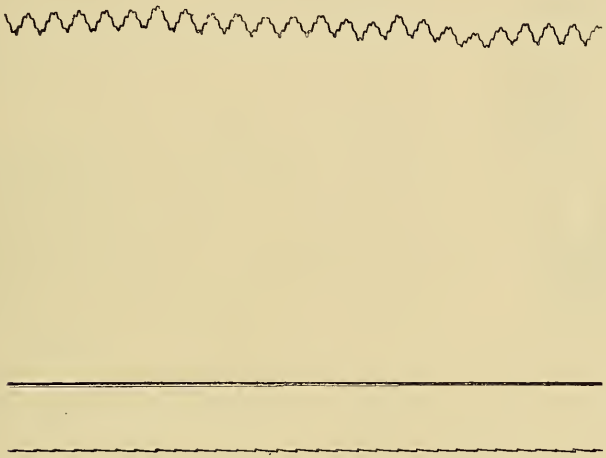


Fig. 10. Lichtdruck einer Blutdruckkurve des Kaninchens. Oberste Linie Blutdruck, mittlere Linie Atmosphärendruck, unterste Linie Sekundenmarken.

verbunden und zweckmäßig ein Eindringen des Blutes in die Röhren dadurch vermieden, daß schon vor dem Versuche ein Druck hergestellt wird, der dem zu erwartenden ungefähr gleich ist.

Der Versuch ergibt in der Carotis wieder einen konstanten nur ganz schwach (mit dem Herzschlage und der Atmung) schwankenden Druck. Die von dem Manometer geschriebene Kurve (Fig. 10) liegt 4,4 bis 5,0 cm über der Nulllinie. Die Niveaudifferenz des Quecksilbers beträgt daher im Mittel $2 \times 4{,}7 = 9{,}4$ cm, in Wasser 128 cm. Dies entspricht einem Druck von 128 gr-gew./cm^2 oder etwa $^1/_8$ Atm. Die durch das Manometer verschlossene Carotis ist selbst nur ein Verlängerung desselben, so daß der angezeigte Druck dem Truncus anonymus entspricht. Derselbe wird von dem in der Aorta herrschenden nur wenig verschieden sein.

Messung des Sekundenvolums. Der zweite Wert, der bekannt sein muß, ist das Sekundenvolum des Kreislaufes. Der Gedanke, dasselbe durch einen Aderlaß zu messen, muß natürlich abgewiesen werden, da durch einen solchen die Blutmenge des Tieres und damit der Druck sehr rasch abnimmt. Es handelt sich vielmehr darum ein Instrument zu verwenden, welches wie die in der Technik gebräuchlichen Gas- oder Wassermesser in das Blutgefäß eingeschaltet werden kann und die Messung ohne Unterbrechung des Stromes gestattet. Ein solches Instrument ist 1866 von C. Ludwig (Leipz. Ber. 1867, 200) angegeben worden und ist unter dem Namen Stromuhr bekannt (Fig. 11). Es besteht aus einem umgekehrten U-Rohr aus Glas mit spindelförmig erweiterten Schenkeln, deren Enden in die Tubuli einer Messingscheibe eingekittet sind. Die Scheibe dreht sich auf einer zweiten ebenfalls durchbohrten, von welcher nach unten zwei kurze Knieröhren ausgehen zur Verbindung mit den beiden Stümpfen eines durchschnittenen Gefäßes. Vor dem Versuche wird die Stromuhr mit defibriniertem Blute gefüllt, mit Ausnahme der stromaufwärts gerichteten Spindel und des gebogenen Verbindungsstückes, die mit Petroleum beschickt werden. Das eindringende Blut wird das Petroleum in die stromabwärts gelegene Spindel hinüberdrängen, deren Blut sich in den peripheren Gefäßstumpf entleert, während die aufwärts gelegene Spindel sich mit frischem Blute füllt. In diesem Momente ist eine Füllung der Stromuhr gegeben, die das Spiegelbild der ursprünglichen darstellt. Durch Drehung der Stromuhr, bezw. ihrer oberen Hälfte um 180° kann der ursprüngliche Füllungszustand wieder hergestellt und der Versuch ohne Unterbrechung fortgesetzt werden. Damit ist die Aufgabe gelöst. Denn man braucht nur zu wissen, wie viel Blut die Glasspindeln, die natürlich von gleicher Größe sein müssen, fassen und wie oft in der Zeiteinheit ein Wechsel der Gefäße stattgefunden hat, um die während derselben durchgeflossene Menge zu kennen.

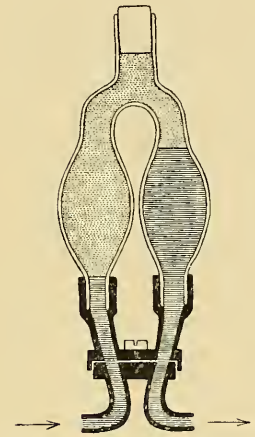


Fig. 11. C. Ludwigs Stromuhr im Aufriß.

Die Stromuhr, ursprünglich zur Messung des Sekundenvolums in peripheren Gefäßen gebraucht, ist später in geeignet abgeänderten Ausführungen, unter welchen die automatische Stromuhr besonders erwähnt sei, benützt worden, um das Sekundenvolum in der Aorta zu messen. Eine sehr eingehende Studie verdankt man Tigerstedt (Skand. A. **3**, 1891, 152), aus welcher hervorgeht, daß das Kaninchenherz in der Sekunde pro Kilo Körpergewicht im Mittel 0,85 gr Blut auswirft. Da die Versuche Tigerstedts bei offenem Thorax ausgeführt werden mußten, wodurch

eine gewisse Beeinträchtigung der Zirkulation gegeben ist, wird sich für das unversehrte Tier der Wert etwas höher stellen. Er sei vorläufig auf 1 gr d. h. $^1/_{1000}$ des Körpergewichtes angesetzt.

Die entsprechenden Werte für den menschlichen Kreislauf sind nicht direkt bestimmbar. Auf Grund von Messungen des Blutdruckes an peripheren Arterien des Menschen, deren Methode später noch zu erörtern sein wird, kann man den Druck in der Aorta des Menschen auf mindestens 15 cm Quecksilber oder 200 cm Wasser d. h. 200 gr/cm² ansetzen; der Druck in der Vena cava ist praktisch gleich dem atmosphärischen. Für das Sekundenvolum sei angenommen, daß es wie beim Kaninchen ein Tausendstel des Körpergewichts betrage. Dann würde einem Menschen von 65 Kilo Gewicht ein Sekundenvolum von 65 cm³ zukommen. Der durch die Reibung bedingte sekundliche Energieverlust stellt sich demnach zu

$$65 \text{ cm}^3 \times 200 \text{ gr/cm}^2 = 13000 \text{ cm gr-gewicht.}$$

Um auch den Teil der Herzarbeit zu berechnen, der als lebendige Kraft des strömenden Blutes in Erscheinung tritt, bedarf es der Kenntnis der mittleren Stromgeschwindigkeit. Man erhält dieselbe, wie oben, durch Division des Sekundenvolums durch den Aortenquerschnitt. Sei der Querschnitt 5 cm², so findet man die Stromgeschwindigkeit zu

$$\frac{65 \text{ cm}^3/\text{sec}}{5 \text{ cm}^2} = 13 \text{ cm/sec.}$$

Hierbei ist aber folgendes zu berücksichtigen: Das Sekundenvolum des Herzens fließt tatsächlich nicht während einer vollen Sekunde aus der linken Kammer in die Aorta über, sondern in der wesentlich kürzeren Zeit, in der die Aortenklappen geöffnet sind. Setzt man diese Zeit gleich $^1/_3$ Sek., so muß die mittlere Geschwindigkeit während dieser Zeit dreimal so groß, rund 40 cm/sec sein. Daraus erhält man eine Arbeit von

$$\frac{1600 \text{ cm}^2/\text{sec}^2 \times 65 \text{ gr (Masse)}}{2} = 52000 \text{ erg.}$$

oder rund 52 cm gr-gewicht.

Wie man sieht, ist der zweite Summand der Herzarbeit so klein, er beträgt ungefähr $^1/_{200}$ des ersten, daß er praktisch vernachlässigt werden kann. Es wird demnach fast die ganze Herzarbeit verbraucht zur Überwindung von Reibungswiderständen und nur ein verschwindend kleiner Teil erscheint als lebendige Kraft des strömenden Blutes. Solange es sich also nur um die Gewinnung von Näherungswerten handelt, ist es gerechtfertigt die Herzarbeit dem Produkte aus Sekundenvolum und Druckabfall gleichzusetzen. Dieser Wert wurde oben zu **0,13 mkgr** gefunden.

Selbstverständlich bezieht sich der angegebene Wert nur auf den Teil des Kreislaufes, in dem die Druckdifferenz gemessen wurde, hier also auf den großen Kreislauf bezw. die linke Kammer. Im kleinen Kreislauf ist das Sekundenvolum dasselbe, der Druck aber niedriger. Endlich wäre noch die Arbeit zu bestimmen, die zum Übertritt des Blutes aus den Vorhöfen in die zugehörigen Kammern erforderlich ist. Letztere Arbeiten sind gegenwärtig einer Messung nicht zugänglich, sie lassen sich nur schätzen. Legt man die wahrscheinlichsten Annahmen zu grunde, so erhält man nach B. Levy (Z. f. klin. Med. **31**, 1897, 1) für das ganze Herz eine sekundliche Arbeit von 0,2 mkgr und eine tägliche von 17 280 mkgr. Erinnert man sich, daß die gesamte tägliche Energieausgabe eines erwachsenen ruhenden Menschen ungefähr 2000 Kalorien oder 854 000 mkgr beträgt, so fällt etwa $^1/_{50}$ derselben auf Rechnung des Herzens[1]). Bei Leistung körperlicher Arbeit steigt sowohl die gesamte Energieausgabe wie die Herzarbeit, letztere aber rascher an, so daß sich das Verhältnis zu ungunsten des Herzens verändert.

Eigenschaften des Herzmuskels. Die Fähigkeit, die bezeichneten Arbeiten zu leisten, verdankt das Herz seinem Reichtum an Muskelgewebe. Wie alle anderen Muskeln, befindet sich auch der Herzmuskel abwechselnd im Zustand der Ruhe und der Tätigkeit. Mechanisch ist der tätige Zustand gekennzeichnet durch die grössere Spannung, die der tätige Muskel bei ungeänderter Länge, oder der geringeren Länge, die er bei konstanter Spannung annimmt. Ein Blutgefäß, dessen Wand mit Muskelgewebe ausgekleidet ist, wird daher beim Übergang in den tätigen Zustand seinen Inhalt unter Druck setzen, bezw. wenn die Widerstände nicht zu groß sind, den Inhalt austreiben und sich zusammenziehen. Ein solches Gefäß ist das Herz.

Das Muskelgewebe des Herzens unterscheidet sich in mehreren Beziehungen von dem des Skelettmuskels. Einige dieser Verschiedenheiten können sehr anschaulich dargestellt werden, wenn man gleichzeitig einen Skelettmuskel des Frosches (z. B. den Gastrocnemius) und den Herzmuskel durch den gleichen Reiz in den tätigen Zustand überführt. Man richtet den Versuch so ein, daß die beiden Muskeln ihre Längenänderungen übereinander auf dieselbe bewegte Schreibfläche verzeichnen (Fig. 12). Verwendet man zur Reizung einzelne Induktionsschläge, so erhält man ganz vorübergehende Verkürzungen der Muskeln, die als Zuckungen bezeichnet werden. Man findet:

[1]) Bei dieser Berechnung ist nicht berücksichtigt, daß das Herz wie jeder Muskel neben der mechanischen Arbeit auch Wärme liefert (s. u. Teil 10). Nimmt man an, daß ein Drittel der Energieausgabe des Herzens als hydrodynamische Arbeit erscheint, so würde das Herz mit $^1/_{17}$ an der totalen 24 stündigen Energielieferung des Körpers beteiligt sein. Dies ist eine sehr hohe Beanspruchung des Organs, das nach seinem Gewicht nur $^1/_{200}$ des Körpers ausmacht.

1. Die Zuckung des Skelettmuskels läuft mindestens 5 mal so rasch ab, als die des Herzmuskels. Die größere Trägheit des letzteren zeigt sich auch darin, daß zwischen dem Reiz und seiner Zuckung eine merkliche Zeit vergeht, während der Skelettmuskel anscheinend augenblicklich auf den Reiz antwortet. Es ist daher die Zuckung des Skelettmuskels bereits zum größten Teil abgelaufen, bevor der Herzmuskel mit derselben überhaupt begonnen hat. Endlich äußert sich seine Trägheit Reizen gegenüber auch noch dadurch, daß er stärkerer Reize bedarf, um überhaupt in den tätigen Zustand zu geraten.

2. Sucht man für den Skelettmuskel jene Reizstärke, welche zur Auslösung einer Zuckung eben genügt, den sog. Schwellenreiz, so erhält man eine ganz geringfügige, die sog. minimale Zuckung. Verstärkt man den Reiz, so wächst der Erfolg, bis von einer gewissen Reizstärke ab, dem sog. maximalen Reiz, weitere Verstärkung den Erfolg nicht mehr vergrößert. Auch für den Herzmuskel gibt es unter-

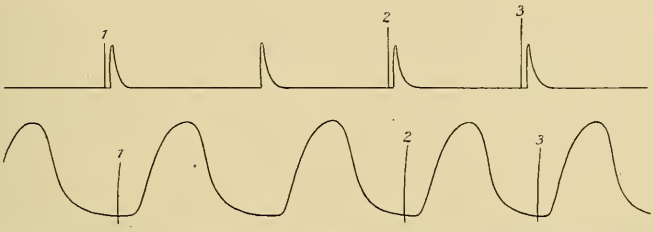


Fig. 12. Durch einzelne Induktionsschläge hervorgerufene Zuckungen des Skelettmuskels (oben), der Herzkammer (unten). Die Striche 1, 2 und 3 entsprechen gleichen Zeitmomenten.

schwellige oder unwirksame und überschwellige oder wirksame Reize. Derjenige Reiz, dessen Stärke zur Wirksamkeit gerade genügt, führt aber hier sogleich zum vollen, bei dem momentanen Zustand des Herzens überhaupt erreichbaren Erfolg. Derselbe kann durch Verstärkung des Reizes nicht vergrößert werden. Die Zuckung des Herzmuskel ist oberhalb der Schwelle unabhängig von der Reizstärke. (Bowditch, Leipz. Ber. 1871, 652, Kronecker, Beiträge z. Anat. u. Physiol. Festgabe für C. Ludwig, Leipz. 1874).

3. Jede Abteilung des Herzens ist, während sie sich in Zuckung befindet, unerregbar oder doch minder erregbar für einen neuen Reiz. Man nennt diesen Zustand den refraktären. (Marey, Travaux du labor. II. 1875, 63. Engelmann A. g. P. **59**, 1894, 309). In enger Beziehung zu dieser Erfahrung steht die folgende: Verwendet man zur Reizung der beiden Muskeln nicht einzelne Induktionsschläge, sondern Wechselströme von 50 oder mehr Wechsel in der Sekunde, so erhält man vom Skelettmuskel statt der rasch vorübergehenden Zuckung eine anhaltende, krampf-

artige Verkürzung, einen sog. Tetanus; der Herzmuskel gibt dagegen eine Serie von Zuckungen, die nur unter besonderen, hier nicht näher zu erörternden Bedingungen zu einem Tetanus verschmelzen. (Walther, A. g. P. 78, 1900, 597.

4. Während es beim Skelettmuskel möglich ist, durch eine auf einzelne Fasern lokalisierte Reizung auch einen lokalisierten Erfolg zu erzielen, ist dies beim Herzen nicht möglich. Wo man auch den Reiz einwirken läßt und wie sehr lokalisiert er sein mag, immer breitet sich die Erregung über das ganze Herz aus oder doch zum mindesten über die ganze Herzabteilung, innerhalb der die Reizung stattgefunden hat.

5. Der Skelettmuskel bleibt nach seiner Lostrennung vom Zentralnervensystem dauernd in Ruhe, sofern ihm nicht Reize von außen zugeführt werden. Im Gegensatz hierzu hat der Herzmuskel die Neigung auch außerhalb des Körpers die regelmäßige Schlagfolge fortzusetzen oder wie man sagt, automatisch tätig zu sein.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß das verschiedene Verhalten der beiden Arten von Muskelgewebe in gewissen Eigentümlichkeiten ihres Baues begründet ist. Speziell dürfte die mangelnde Isolierung der Erregung im Herzmuskel damit zusammenhängen, daß seine histologischen Elementarbestandteile, die Herzmukelzellen, allenthalben in inniger Weise untereinander zusammenhängen (vgl. M. Heidenhain, A. A. **20**, 1901, 33), während die Fasern des Skelettmuskels nur durch Bindegewebe verbunden sind. Die langsame Kontraktion, die volle Wirksamkeit jedes überminimalen Reizes und die Automatie ist G. Weiß geneigt, dem im Herzmuskel reichlich vorhandenen Sarkoplasma zuzuschreiben, weil er dieselben Erscheinungen an embryonalen Skelettmuskeln konstatieren konnte (J. de Phys. et de Path. 1899, 665).

Obwohl jede der 4 Abteilungen des Herzens eine netz- oder schwammartig zusammenhängende Masse von Muskelzellen darstellt, können doch mehr oder weniger geschlossene Faserbündel anatomisch abgegrenzt werden, die namentlich an der Innenfläche wulstartig hervortreten und der Herzwand eine bestimmte Struktur verleihen. Am leichtesten sind diese Faserzüge an den Vorhöfen aufzuzeigen, wo sie im durchfallenden Lichte als Verdickungen der Wand erscheinen.

An den Kammern lassen sich ohne Präparation nur die oberflächlichen Züge beobachten, die im allgemeinen von der Basis in linksgewundenen Schraubenlinien nach der Spitze ziehen. Hebt man diese Schicht ab, so trifft man auf Fasern, die sich mehr und mehr einer zur Herzachse (Achse der kegelförmigen linken Kammer) senkrechten Richtung nähern und geht man noch tiefer, so kommt man in der Nähe der Herzhöhle auf Fasern, die wieder steil von der Herzspitze zur Basis ziehen, diesmal in rechtsgewundenen Schraubenlinien. Wie C. Ludwig zuerst

gezeigt hat, stehen die beiden steillaufenden Systeme, das äußere und das innere, teilweise in unmittelbarem Zusammenhang. Die äußeren Fasern laufen an der Herzspitze wirbelartig zusammen und dringen in die Tiefe, um als aufsteigende Fasern im Innern wieder zum Vorschein zu kommen. Die äußeren Fasern entspringen von den bindegewebigen Teilen der Herzbasis und kehren nach ihrem einer unvollständigen Achtertour zu vergleichenden Verlauf entweder wieder dorthin zurück oder sie endigen in einem Papillarmuskel. Zwischen den beiden Schenkeln dieser Achterschleife sind dann die ringförmig in sich zurückkehrenden Züge eingewebt, welche von Krehl (Leipz. Abh. **17**, 1891, 341) beschrieben worden sind und sozusagen einen Sphinkter der Herzkammern darstellen. In neuerer Zeit hat J. B. Mac Callum (Contributions to the Science of Medicine dedicated to W. H. Welch, Baltimore 1900, 307) noch Systeme von Muskelfasern nachgewiesen, die beide Kammern in S-förmigem Verlaufe umziehen.

Auf die innige Verbindung der Faserzüge und ihre wechselnde Verlaufsrichtung in verschiedener Tiefe der Wand muß wohl die Tatsache zurückgeführt werden, daß Einstiche in das Herz relativ gut ertragen werden und nicht notwendig zu Blutungen führen. Es wird eben nach der Entfernung des stechenden Instrumentes der Stichkanal nicht geradlinig bleiben und dadurch ein Schließen der Wunde ermöglicht sein.

Daß die Verteilung der Faserzüge über die Wand keine gleichmäßige sein kann, lehrt übrigens auch die Betrachtung der Herzform im schlaffen und besonders im erregten Zustande. Eine gute Vorstellung dieser Formen, wie sie dem Hundeherzen zukommen, liefern die von Hesse (A. f. A. 1880, 328) beschriebenen Abgüsse. Sie zeigen, daß den Herzkammern nicht die Gestalt einer Kugel zukommt, wie bei überall gleicher Wandstärke zu erwarten wäre, sondern die eines Kegels mit stumpfer Spitze. Beim Übergang der Kammern aus dem ruhenden in den erregten Zustand verkleinern sich hauptsächlich die queren, zur Herzachse senkrechten Durchmesser, während sich die Dimensionen in der Richtung der Herzachse nur wenig ändern. Daraus ist zu schließen, daß die längsverlaufenden Fasern weniger kräftig sind als die Ringmuskellage.

Der Druck, unter dem der Inhalt des Herzens steht, ist der Wandspannung direkt, dem Halbmesser umgekehrt proportional. Wird infolge der bei der Erregung auftretenden Drucksteigerung der Inhalt ausgetrieben, so nimmt bei gleichbleibender Spannung der Muskeln der Druck infolge Verkleinerung der Halbmesser zu oder es kann der Druck konstant bleiben trotz sinkender Spannung, wenn die Halbmesser in gleichem Maße abnehmen. Dieser Fall ist besonders wichtig, da die Spannung des erregten Muskels nach anfänglichem Steigen bald wieder abnimmt. Ein Sinken des Druckes braucht während dieser Periode aus dem eben angeführten Grunde nicht notwendig stattzufinden. Es wird weiter unten auf diesen Fall zurückzukommen sein.

Bedeutung der Klappen. Die im Herzen auftretenden Drucksteigerungen könnten zunächst nur ein Ausweichen des Blutes nach den großen Gefäßen bedingen. Durch das Vorhandensein von Klappen wird dem Strome eine bestimmte Richtung vorgeschrieben. Alle Klappen des Herzens sind Membran- oder Segelklappen. Sie sind von verschiedenem Bau, je nachdem sie in einen Raum mit elastischer, nicht kontraktiler Wand oder in einen solchen mit kontraktiler Wand hineinragen. Die Klappen an den nicht kontraktilen Wänden der Pulmonalis und Aorta haben die Form von Taschen, deren drei so im Kreise geordnet sind, daß sie zusammen das Lumen des Gefäßes verschließen, sobald der Druck in den großen Arterien höher ist als in den Kammern. Die venösen Klappen oder Zipfelklappen ragen in die Kammerhöhle hinein, aus der sie bei der Drucksteigerung herausgetrieben würden, wenn sie nicht durch die Sehnenfäden in ihrer Stellung erhalten würden. Die überraschende Tatsache, daß die Klappe auch bei äußerster Verkleinerung der Kammerhöhle schlußfähig bleibt, erklärt sich aus dem Vorhandensein der Papillarmuskeln, welche wie eine der Bewegung der Kammerwand angepaßte Verkürzung der Anheftungsfäden der Klappen wirken.

Obwohl die Klappenmembranen sich nicht nur mit dem freien Rande, sondern auch mit ihren Flächen in ziemlicher Ausdehnung berühren, sieht man doch an ausgeschnittenen Herzen die Klappen selten ganz befriedigend schließen, namentlich wenn hohe Druckunterschiede hergestellt werden, d. h. gerade in den Fällen, welche den wirklichen Verhältnissen am meisten gleichen. Es wird dadurch schon sehr wahrscheinlich, daß am lebenden Herzen der sichere Klappenschluß durch weitere Hilfsmittel verstärkt wird und in der Tat lehrt die Betrachtung eines in kontrahiertem Zustande gehärteten Herzens, daß neben der Verkürzung der Papillarmuskeln auch die Verkleinerung der Ostien eine wichtige Rolle spielt. Hierbei sind dieselben Ringmuskeln beteiligt, deren Bedeutung für die Form des Herzens bereits oben gewürdigt worden ist.

An den arteriellen Mündungen kann durch die Sphinkteren eine Annäherung der Klappen nur in geringem Grade stattfinden, da letztere an der gespannten Arterienwand befestigt sind. Dagegen spielen sie bei der Entfaltung und Stellung der Klappen eine wichtige Rolle, indem sie die Ausströmungsöffnungen für den Blutstrom verkleinern und dadurch eine Kontraktion des Strahles und eine die Klappen entfaltende und stellende Wirbelbildung veranlassen (vgl. Krehl a. a. O. S. 359, v. Frey, Verh. X. internat. med. Kongr. Berlin 1891, 2, II. Abt. 35).

Es kann ferner als sehr wahrscheinlich gelten, daß die in einwandfreier Weise festgestellte Periode negativen Druckes in den Herzkammern, die sich an die Erregungszeit unmittelbar anschließt, auf Rechnung der Zusammenschnürung zu setzen ist, welche die Herzbasis durch die Ringmuskeln erfährt. Es muß nach dem Aufhören des Erregungszustandes

durch das Ausdehnungsbestreben der beiden großen Arterien eine Entfaltung der Kammern stattfinden, welche sich sehr wohl als Saugwirkung äußern kann.

Zeichen der Herztätigkeit. Die Tätigkeit des Herzens verrät sich am unversehrten Körper durch gewisse Anzeichen, deren Beobachtung für den Arzt von großer Wichtigkeit ist.

Zunächst wird man zweckmäßig den Teil der Brustwand zu umgrenzen suchen, dem das Herz anliegt und an dem deshalb die Zeichen der Herztätigkeit zu finden sein werden. Hierzu dient vor allem die Beklopfung oder Perkussion der Brustwand, die man mit dem Finger oder besser mit einem Hämmerchen, dem Perkussionshammer, vornimmt und die je nach der Art der Resonanz Verschiedenheiten im Luftgehalt der inneren Organe anzeigt. Man unterscheidet den leeren, den tympanitischen und den lauten Schall. Der erste entsteht über luftleeren Organen, die beiden anderen über lufthaltigen und zwar der tympanitische oder Trommelschall über den gasführenden Baucheingeweiden, der laute Schall über der Lunge. Der laute Lungenschall ist in der Gegend des Brustbeins deutlich abgeschwächt, er ist „gedämpft", wodurch sich die Anwesenheit des Herzens verrät. In ähnlicher Weise verändert sich der tympanitische Schall, wenn man von der Magengegend gegen das Brustbein emporgeht. Durch diese Dämpfungserscheinungen läßt sich also die sog. „Herzdämpfung", d. h. die Lage des Herzens innerhalb der Brust umgrenzen. In der neueren Zeit besitzt man in der Radiographie d. h. der Durchleuchtung des Körpers mittelst Röntgenstrahlen eine weitere Methode, um die Projektion des Herzens auf die Brustwand zu gewinnen.

Innerhalb des Bezirkes der Herzdämpfung wird zuweilen schon bei bloßer Betrachtung mit dem Auge die periodische Vorwölbung eines eng umschriebenen Teiles der Brustwand, „der Herzstoß", zu beobachten sein. Sicherer wird man ihn wahrnehmen, wenn man einen Finger nahe dem Brustbein in den 5. Interkostalraum eindrückt. Er rührt davon her, daß das schlaffe Herz in den Körperwinkel zwischen linker Lunge, Zwerchfell und Brustwand hineingedrängt wird, während es im erregten Zustande einer bestimmten Lage zu den im Thorax ausgespannten großen Arterien und einer bestimmten Form zustrebt, wobei die einzelnen Punkte des Herzens nicht näher bekannte Bewegungen ausführen.

Man kann die Bewegung des Herzstoßes mittelst geeigneter Instrumente, sog. Kardiographen, registrieren, wozu man sich gewöhnlich der Luftübertragung bedient. Die erhaltenen Kurven, die Kardiogramme, fallen je nach der Lage des Herzens etwas verschieden aus. Änderung der Körperstellung ändert auch das Kardiogramm.

Legt man an einem Tiere das Herz bloß, so lassen sich Bewegungskurven oder Kardiogramme einzelner Punkte der Herzwand, unter Um-

ständen auch Verkürzungskurven der Muskeln gewinnen, letztere namentlich dann, wenn man das Herz ganz aus dem Körper entfernt und sich zur Registrierung des sog. Suspensionsverfahrens bedient, d. h. das blutleere Herz, wie es oben geschehen, zwischen einem unbeweglichen und einem beweglichen Punkte ausspannt.

Das wichtigste Ergebnis solcher Versuche besteht darin, daß jede eine kontraktile Einheit bildende Abteilung des Herzens einfache Zuckungen ausführt, gleichgültig, ob der Anstoß im Herzen entsteht oder von außen zugeführt wird.

Zugleich zeigt sich aber, daß diese Zuckungen in den einzelnen Abteilungen nicht gleichzeitig eintreten und auch verschieden rasch ablaufen. Läßt man z. B. Vorhof und Kammer eines Froschherzens ihre Zuckungskurven gesondert und genau übereinander auf eine rotierende Trommel schreiben (Fig. 13), so beginnt bei natürlicher (automatischer) Schlagfolge die Zuckungskurve des Vorhofes stets etwas früher als die der

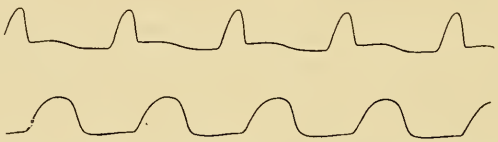


Fig. 13. Gleichzeitig und genau übereinander geschriebene Zuckungskurven des Vorhofs (oben) und der Kammer (unten), Frosch. Das Herz ist in der Atrioventrikular-Grenze befestigt.

Kammer; außerdem ist auch die Kurve des Vorhofes deutlich kürzer, ungefähr halb so lang als die der Kammer. Im übrigen kommen in beiden Abteilungen die Zuckungen in vollkommener Regelmäßigkeit wieder und haben genau gleichen Abstand von einander.

Untersucht man, wie viele solcher in gleichem Rhythmus, aber zu verschiedener Zeit und mit verschiedener Schnelligkeit schlagenden Abteilungen vorhanden sind, so findet man am Säugetierherz 3: Venen (soweit sie mit quergestreifter Muskulatur ausgestattete Wände haben), Vorhöfe und Kammern; beim Frosch und den nackten Amphibien dagegen 5 nämlich Venen, Sinus, Vorhof, Kammer, Bulbus.

Ein solcher Bewegungsvorgang, der die einzelnen Abschnitte eines kontraktilen Schlauches fortschreitend erfaßt, wird ein peristaltischer genannt. Auch der Ausdruck Erregungswelle ist gebräuchlich, indem die Fortleitung der Erregung mit der Ausbreitung einer Schlauchwelle verglichen wird. Man nennt den Zeitraum vom Beginn der Erregung in der ersten bis zum Beginn in der letzten Abteilung die Zeit der Peristaltik oder kurz die Peristaltik. Die Zeit von Beginn der Erregung in dem ersten Abteil bis zum Ende der Erregung in dem letzten wird als Herz-

revolution bezeichnet, während man unter Herzperiode die Zeit bis zur Wiederkehr derselben Bewegungsphase versteht. Je öfter die Bewegung in der Zeiteinheit wiederkehrt, desto größer ist die Herzfrequenz, desto kürzer aber die Herzperiode. Diese beiden Begriffe sind also reziproke. Endlich unterscheidet man für jede Herzabteilung eine Zeit der Systole, der Diastole und der Pause. Systole heißt die Zeit der Muskelverkürzung, Diastole die der Wiederausdehnung, Pause die Zeit ohne Längenänderung. Die Figur 14 zeigt diese zeitlichen Beziehungen in schematischer Darstellung.

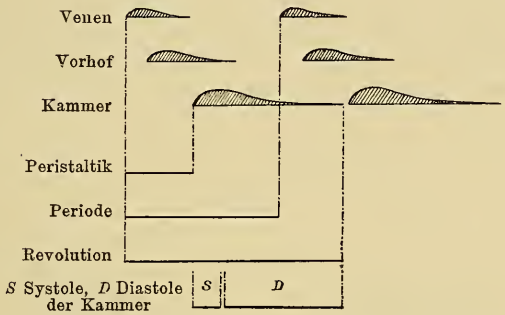


Fig. 14. Schematische Darstellung der Zuckungskurven dreier Herzabteilungen in ihren zeitlichen Beziehungen. Die Darstellung umfaßt zwei vollständige Herzrevolutionen.

Ein weiteres Zeichen für die Tätigkeit des Herzens ist durch die Schallerscheinungen gegeben, die in ihm entstehen. Man beobachtet sie, indem man das Ohr an die Brustwand legt, eventuell noch einen leitenden oder resonierenden Körper, Stethoskop, Phonendoskop, dazwischenbringt. Die Schallerscheinungen sind, je nach dem Orte, an welchem gehorcht wird, etwas verschieden, haben aber das gemeinsame, daß sie in jeder Periode aus zwei Schällen bestehen, von welchem der eine etwas länger dauernde dumpf, der andere kurz und klappend ist. Diese Schälle werden in der ärztlichen Sprache, entgegen der physikalischen Definition, als Töne bezeichnet, während alle langgezogenen Schälle, welche in pathologischen Fällen an deren Stelle treten Geräusche heißen. Der oben als dumpf bezeichnete Schall heißt der erste, der scharf begrenzte der zweite Herzton.

Die Unterscheidung dieser beiden „Töne“ wird noch dadurch erleichtert, daß sie bei ihrer regelmäßigen Wiederkehr einen eigentümlichen Rhythmus innehalten, indem das Intervall zwischen 1. und 2. Ton kürzer ist als zwischen dem 2. Ton des vorausgegangenen und dem 1. des nachfolgenden Herzschlags.

Die Stärke dieser beiden Töne ist verschieden, je nach dem Orte der Brustwand, der behorcht wird. An der Herzspitze d. h. an dem Orte des Spitzenstoßes ist der erste Ton der lautere, während im zweiten Interkostalraum zu beiden Seiten des Brustbeins, d. h, über den großen Arterien der zweite Ton bei weitem überwiegt. Es wird schon dadurch wahrscheinlich, daß der zweite Ton durch den Schluß der arteriellen Klappen bedingt ist, und diese Erklärung wird gesichert durch die Erfahrung, daß er sehr geschwächt wird oder ganz verschwindet, wenn die Spannung der Klappe fehlt wie z. B. am blutleeren Herzen. In analoger Weise ist man geneigt, in dem ersten Herzton den Ausdruck des Schlußes der venösen Klappen zu erblicken. Indessen kann er nicht allein als solcher aufgefaßt werden, weil bei Verhinderung des Klappenschlusses der erste Ton nicht verschwindet, sondern anscheinend mit geringer Schwächung fortbesteht (vgl. Krehl, A. f. P. 1889, 253). Man muß daher den ersten Ton

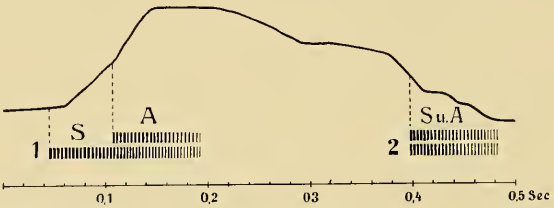


Fig. 15. 1 erster, 2 zweiter Herzton, S an der Spitze des Herzens, A über den großen Arterien. Die unterhalb gezeichneten Zeitmarken lassen die Beziehungen zum Herzstoß (oberste Kurve) erkennen. Nach Einthoven.

als Kombination von Klappenton und Muskelton auffassen, da bekannt ist, daß jeder Muskel bei seiner Kontraktion Schallerscheinungen erzeugt.

Als Zeichen für den Klappenschluß haben die Herztöne bezw. die an ihre Stelle tretenden Geräusche eine hohe klinische Wichtigkeit. Sie gestatten innerhalb einer Herzperiode ganz bestimmte Zeitmomente festzulegen. Es ist daher vielfach versucht worden, ihre zeitliche Beziehung zu dem Herzstoß zu bestimmen. Diese Bestrebungen haben indessen erst in neuerer Zeit zu einem zuverlässigen Resultat geführt, nachdem es gelungen ist, die Herztöne durch registrierende Apparate gleichzeitig mit dem Herzstoß aufzunehmen. Der vollkommenste Versuch dieser Art rührt von Einthoven her (A. g. P. 57, 1894, 617).

Er ließ die Herztöne durch ein auf die Brustwand aufgesetztes Stethoskop auf ein Mikrophon wirken. Indem letzteres den Strom eines konstanten Elementes veränderte, entstanden in einer sekundären Spirale Induktionswirkungen, die ein Kapillarelektrometer in starke Bewegungen versetzten. Das Ergebnis dieser Versuche wird durch vorstehende Figur 15

dargestellt, in welcher die ausgezogene Kurve den Herzstoß, die unterhalb befindlichen schraffierten Bänder die Herztöne in bezug auf ihre zeitliche Lage und Dauer andeuten. Wie man sieht, tritt der erste Ton an der Herzspitze etwas vor dem Beginn des Herzstoßes auf. Dies liegt wohl nur an der Trägheit mit welcher sich die Bewegung des Herzens durch die Brustwand auf das registrierende Instrument überträgt. Man darf daher vermuten, daß erster Herzton und Kammerkontraktion gleichzeitig einsetzen, wie von einem Kontraktionston zu erwarten ist. Der zweite Ton fällt in den absteigenden Schenkel des Kardiogramms und bezeichnet (nach den oben angestellten Erörterungen) jenes Stück der Kurve, welches dem arteriellen Klappenschluß entspricht.

Von großem Interesse ist, daß der erste Ton zu verschiedener Zeit erscheint, je nachdem die Registrierung an der Herzspitze oder im zweiten Interkostalraum geschieht. Im letzteren Falle kommt der erste Herzton merklich später zur Darstellung, und zwar erst, nachdem die Hälfte des Anstiegs der Herzstoßkurve abgelaufen ist. Es entspricht dies ungefähr dem Zeitpunkt, in dem die Aortenklappen sich öffnen, so daß man annehmen muß, daß der erste über den großen Arterien hörbare Ton entweder dadurch zustande kommt, daß das aus dem Herzen einströmende Blut die gespannten Arterien zu Schwingungen veranlaßt, oder daß der in der Kammer entstehende Ton erst dann in den großen Arterien nachweisbar wird, wenn die arteriellen Klappen sich öffnen. In dem einen wie in dem anderen Falle markiert der erste Ton über den Arterien den Moment der Öffnung der arteriellen Klappen und da der zweite Ton ihren Schluß anzeigt, so muß zwischen diesen beiden Tönen jener Zeitabschnitt eingeschlossen liegen, während dessen das Blut aus der Kammer in die Arterien übertritt, ein Zeitraum, der als Entleerungs- oder Austreibungszeit der Kammer bezeichnet wird (s. u). Dieser Zeitraum schwankte nach den Messungen Einthovens an einem gesunden Individuum zwischen 0,312 und 0,346 Sek., war also im Mittel $^1/_3$ Sek. lang, was oben bei Berechnung der lebendigen Kraft des Blutes aus seiner mittleren Stromgeschwindigkeit auch angenommen wurde.

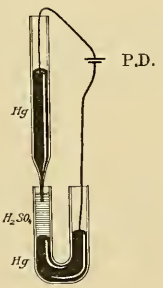


Fig. 16. Schema des Kapillarelektrometers. Hg Quecksilber, H_2SO_4 verdünnte Schwefelsäure, P.D. Potentialdifferenz im Verbindungsdraht.

Eine weitere Möglichkeit, die Tätigkeit des Herzens am Lebenden zu beobachten, eröffnet sich dadurch, daß jeder Herzschlag mit elektrischen Störungen einhergeht, welche auf empfindliche Instrumente übertragen und dadurch gemessen werden können. Das hiezu geeignete Instrument ist das schon oben erwähnte Kapillarelektrometer (Fig. 16). Es besteht aus einer sehr dünn ausgezogenen Glasröhre, der Kapillare, die

mit Quecksilber beschickt ist und in ein Gefäß mit verdünnter Schwefelsäure eintaucht, auf dessen Grunde sich wieder eine kleine Menge Quecksilber befindet. Verbindet man die beiden Quecksilber-Massen leitend miteinander, so muß die algebraïsche Summe der Potentialdifferenzen in dem chemisch völlig symmetrischen Kreise natürlich Null sein. Führt man aber eine Potentialdifferenz in den Kreis ein, so laden sich die beiden die Schwefelsäure berührenden Quecksilber-Oberflächen in entgegengesetztem Sinne. Mit der Ladung ist eine Änderung der Oberflächenspannung verknüpft, die, unter der Wirkung der Schwere zu einer neuen, an der Kapillare sehr gut sichtbaren, Einstellung des Quecksilbers führt.

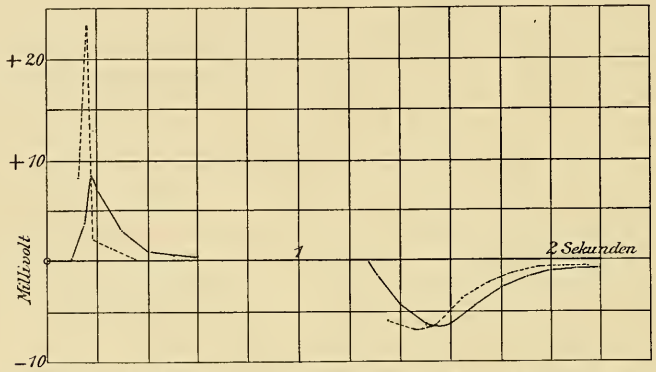


Fig. 17. Potentialdifferenzen an der Kammer eines Froschherzens nach einer Momentanreizung. Nach Burdon-Sanderson. Die ausgezogene Kurve ist photographisch registriert; die korrigierte gestrichelte Kurve gibt die wirklichen Potentialwerte. Die positiven Ordinaten zeigen Positivität der Herzbasis an, die negativen Negativität der Basis. Die Reizung geschah an der Herzspitze.

Wird das Quecksilber in der Kapillare positiv geladen, so steigt es gegen die Spitze herab, bei negativer Ladung entfernt es sich von ihr. Diese Bewegungen sind zwar klein, können aber durch das Mikroskop gesehen oder projiziert, eventuell auch photographisch registriert werden. Man nennt die registrierte Kurve das Elektrokardiogramm.

Verbindet man nun die Zuleitungsdrähte zu den beiden Quecksilber-Massen unter Verwendung geeigneter Elektroden mit dem bloßliegenden Herzen oder auch nur mit zwei passend gewählten Orten der Körperoberfläche, so beobachtet man Schwingungen der Quecksilbersäule in einem dem Herzschlage isochronen Rhythmus.

Am übersichtlichsten gestalten sich die Ergebnisse, wenn man von Kammer-Basis und -Spitze eines aus dem Körper geschnittenen, nicht spontan schlagenden Froschherzens ableitet und die Herzspitze durch einzelne Induktionsschläge erregt. Man erhält dann für jede Erregung einen positiven und einen negativen Ausschlag des Kapillarelektrometers, welche durch

ein spannungsfreies Intervall getrennt sind (Fig. 17). Der erste als positiv beschriebene Ausschlag besteht genauer gesagt darin, daß die Basis der Kammer sich positiv zur Spitze verhält. Aus Beobachtungen an künstlich gereizten Muskeln ist bekannt, daß die in Ruhe befindlichen Muskelteile sich positiv zu den erregten verhalten. Die eben näher bezeichnete erste Phase der Bewegung im Kapillarelektrometer zeigt demnach, daß die an der Herzspitze gesetzte Erregung nicht sofort das ganze Herz ergreift, sondern zunächst auf den Reizort beschränkt bleibt. Die Erregung schreitet rasch auf die Basis fort, und da nun die ganze Kammer sich in Erregung befindet, so kann von einer Potentialdifferenz zwischen den Ableitungspunkten nicht mehr die Rede sein. So gut wie aber die Erregung nicht

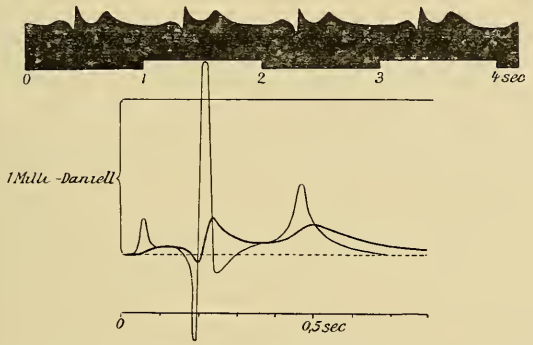


Fig. 18. Menschliches Elektrokardiogramm, nach Einthoven. Oben vier Herzschläge nach der photographischen Registrierung. Unten die Kurve eines Herzschlags vergrößert (dicke Linie) und darübergezeichnet die korrigierte Kurve der wirklichen Potentialdifferenzen (dünne Linie).

in der ganzen Kammer auf einmal beginnt, sondern an dem Reizorte anhebt, so ist es auch dieser Teil, welcher zuerst wieder aus der Erregung in die Ruhe zurücktritt. Es muß also schließlich ein wenn auch nur kurzer Zeitraum nachweisbar werden, in dem die Basis allein noch in Erregung verharrt und in welchem nach dem früher gesagten die Basis negativ zur Spitze erscheint. Dies ist die zweite Phase der Bewegung.

Wesentlich verwickelter ist das Elektrokardiogramm von dem ganzen Herzen, welches z. B. am Menschen durch Ableitung von zwei Punkten der Körperoberfläche gewonnen wird. Der Ort der Ableitung ist nicht gleichgültig. Es hat sich gezeigt, daß Spannungsänderungen nur dann zur Beobachtung kommen, wenn die Ableitungspunkte zu beiden Seiten einer durch die Herzbasis gelegten Ebene liegen. Immer sind die Bewegungen sehr klein und während man bei direkter Anlegung der Elektroden an die Kammer des Frosches schon bei 50facher Vergrößerung sehr deutlich

sichtbare Ausschläge erhält, muß man bei der Aufnahme des menschlichen Elektrokardiogramms etwa 800 mal vergrößern.

Die Figur 18 auf Seite 67 stellt ein menschliches Elektrokardiogramm dar. Will man diese verwickelte Kurve verstehen, so muss man sich vor allem unabhängig machen von der unvermeidlichen Trägheit des registrierenden Instruments. Die Einstellungen des Quecksilbers in der Kapillare werden nämlich durch die bedeutende Reibung sehr verzögert, um so mehr, je enger die Röhre ist. Unter Zuhilfenahme von theoretischen Erörterungen läßt sich indessen aus der registrierten Kurve eine neue ableiten, welche die wirkliche jeweils herrschende Potentialdifferenz angibt, wie sie geliefert würde durch ein Instrument, welches diese verzögerte Einstellung nicht besäße (Einthoven, A. g. P. **60**, 1895, 101).

In letzterer Kurve bedeuten die nach oben gerichteten Ordinaten Negativität der Herzbasis gegen die Spitze, nach unten gerichtete Ordinaten eine Spannungsdifferenz in umgekehrter Richtung. Die Kurve zeigt nun drei nach oben gerichtete Gipfel, den 1. 3. 5, und zwischen diesen 2 nach unten gerichtete, den 2. und 4. Durch gleichzeitige Aufnahme des Herzstoßes oder Registrierung der Herztöne läßt sich nachweisen, daß das Stück des Elektrokardiogramms, das zwischen den Gipfeln 3—5 liegt, der Zuckung der Kammer entspricht; die Gipfel 1 und 2 gehören demnach der Vorhofkontraktion an. Die Kammerkontraktion beginnt mit dem Gipfel 3, dem höchsten und konstantesten der Kurve, der eine Negativität der Basis gegen die Spitze anzeigt und besagt, daß anfangs die Basis allein in Erregung ist, die Spitze noch in Ruhe. Dies ist verständlich, da bekannt ist, daß die Erregung vom Vorhof zur Kammer fortschreitet. Der nun folgende nach unten gerichtete Gipfel 4 bedeutet eine Negativität der Herzspitze und muß aufgefaßt werden als Ausdruck eines Überwiegens der Erregung an der Herzspitze. Nachdem diese abgeklungen ist, kommt indessen noch einmal eine Negativität oder Erregung der Basis zum Vorschein, die durch Gipfel 5 repräsentiert wird. Man kann nicht annehmen, daß eine Erregung der Herzbasis neuerdings entsteht, es ist vielmehr (auch schon aus der Niedrigkeit des Gipfels 4) viel wahrscheinlicher, daß die Erregung in der Herzbasis länger andauert als an der Spitze. Diese für das menschliche Elektrokardiogramm sichere und sehr bemerkenswerte Erscheinung dürfte wohl in Beziehung stehen zu der sehr wichtigen Rolle, die den an der Basis des Herzens befindlichen Ringmuskeln für die Sicherung des Klappenschlusses zukommt. Neuere Versuche aus dem Leidener Laboratorium haben ergeben, daß bei Herzkranken mit Insuffizienz der Aortenklappen gerade dieser letzte Teil des Elektrokardiogramms die auffälligsten Änderungen aufweist. Dem Elektrokardiogramm dürfte demnach bei der klinischen Untersuchung von Herzkranken noch eine sehr wichtige Rolle zufallen, die um so bedeutungsvoller ist, als durch die oben

bereits erwähnte Korrektur der Originalkurven die Verschiedenheit der einzelnen Instrumente eliminiert werden kann.

Es sind nun eine Reihe von Zeichen der Herztätigkeit erörtert worden, die sämtlich am unversehrten Individuum beobachtet werden können. Entschließt man sich zum operativen Eingriff, so können noch weitere Aufschlüsse gewonnen werden, die für das Verständnis der Herztätigkeit von Bedeutung sind.

Vor allem kann man darauf ausgehen, die in den Herzhöhlen herrschenden Drücke zu ermitteln, deren Kurven als Tonogramme bezeichnet werden. Das früher verwendete Quecksilbermanometer ist allerdings für diesen Zweck nicht zu gebrauchen. Infolge seiner Trägheit wird es die wirklichen Druckänderungen entweder übertreiben, oder zu klein erscheinen lassen. Man hat sich daher vielfach bemüht, den Blutdruck statt durch Flüssigkeitssäulen durch elastische Membranen zu kompensieren, wobei das Bestreben maßgebend war, die in Bewegung gesetzten Massen so klein wie möglich, die elastischen Kräfte dagegen so groß zu wählen, als mit einer leserlichen Registrierung verträglich ist. Eine Theorie dieser Instrumente ist erst in jüngster Zeit von O. Frank ausgearbeitet worden (Z. f. B. **45**, 1903, 445), so daß es möglich sein wird, die registrierten Kurven zu korrigieren und die wahren Druckwerte für jeden Zeitabschnitt zu bestimmen. Vorläufig können nur die wesentlichsten Erscheinungen als bekannt betrachtet werden.

Die Untersuchung ist am ergiebigsten, wenn man sich mit der Druckmessung nicht auf eine Herzabteilung beschränkt, sondern gleichzeitig in Vorhof und Kammer, eventuell auch noch in einer der großen Arterien den Druckablauf ermittelt. Zu diesem Ende führt man Rohre, sog. Herzsonden entweder von den großen Venen in das rechte Herz, oder von einer Karotis bezw. Subklavia in die Aorta und nach vorsichtiger Passage der Aortenklappen in das linke Herz ein. Öffnet man den Brustkorb, so kann auch vom linken Herzohr aus die Einführung einer Kanüle in den linken Vorhof bewerkstelligt werden.

Das Ergebnis einer gleichzeitigen Registrierung des Druckes in Vorhof, Kammer und Arterie zeigt nun für jeden dieser Abschnitte den Druck bald abhängig, bald unabhängig von den benachbarten Abschnitten (vgl. Fig. 19 auf Seite 70).

Betrachtet man zunächst den Druckverlauf in der Kammer, so findet man bei Beginn des ersten Herztones einen raschen Anstieg des Druckes zu einer Höhe, welche je nach der Größe und Art des Tieres verschieden, bei den größeren Säugetieren in der Regel über 10 cm Hg (etwa $^1/_8$ Atm.) beträgt. Von diesem Maximum fällt dann der Druck, ungefähr ebenso schnell als er gestiegen ist, wieder zu Null, ja sogar zu negativen Werten ab, um alsbald zum Werte Null oder einem wenig

höheren zurückzukehren und bis zum nächsten Herzschlag so zu bleiben. Die hohe Drucksteigerung ist der Ausdruck der Kammerzuckung, die ihr folgende kurze negative Phase ist, wie bereits oben erwähnt, wahrscheinlich bedingt durch die Deformation der nicht muskulösen Teile der Kammer speziell der arteriellen Ostien, welche unmittelbar nach Aufhören der Kontraktion in ihre Gleichgewichtslage zurückspringen und dadurch ansaugend wirken.

Vergleicht man mit der eben besprochenen Kurve die der Arterie, so unterscheidet sich dieselbe zunächst dadurch von der Kammerkurve, daß sie nicht zur gleichen Zeit ansteigt, sondern erst nachdem ein Teil des

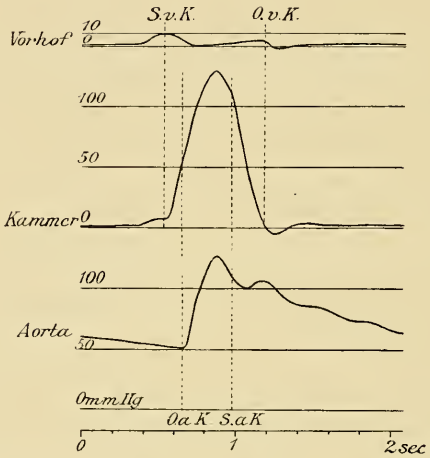


Fig. 19. Nicht korrigierte Tonogramme des Vorhofs der Kammer und der Aorta, Hund. Einzelner Herzschlag während einer Vagusreizung. Die Zahlen bedeuten mm Quecksilber. S.v.K. und O.v.K. Schluß und Öffnung der venösen Klappen, O.a.K. und S.a.K. Öffnung und Schluß der arteriellen Klappen.

Druckanstiegs in der Kammer abgelaufen ist. Es erklärt sich dies durch die Tatsache, daß der Druck in der Arterie schon vor der Kammerzuckung hoch ist, das Blut also nicht ohne weiteres aus dem Herzen überströmen kann, sondern erst, nachdem der Druck in der Kammer über den in der Arterie gestiegen ist. Der Beginn der Drucksteigerung in der Arterie kennzeichnet daher den Moment der Öffnung der Taschenklappen. Hierauf folgt eine Zeit, in welcher die Druckkurven von Kammer und Arterie ungefähr gleich verlaufen, wenn auch das Maximum in der Kammer höher liegen muß, weil ja ein Teil des Druckes durch Reibung sowie zur Erzeugung der Blutgeschwindigkeit in Verlust geht. Die Übereinstimmung des Kurvenverlaufs dauert aber nur kurze Zeit. Sobald in der Kammer infolge zunehmender Erschlaffung der Muskeln der Druck

rascher zu sinken beginnt, wird der Arteriendruck wieder unabhängig von dem Kammerdruck und bleibt höher als der letztere. Dies ist natürlich nur bei geschlossenen Taschenklappen möglich, deren Schließung eben durch das Auseinandergehen der beiden Kurven gekennzeichnet wird. Die Zeit zwischen Öffnung und Schluß der Taschenklappen, während welcher Kammer und Arterie in Verbindung sind und Überströmen des Blutes stattfindet, ist schon früher als Austreibungszeit bezeichnet worden.

Betrachtet man das Tonogramm des Vorhofes, so äußert sich seine Kontraktion durch eine Drucksteigerung von etwa 1 cm Quecksilber, welche etwas vor der Kammerkontraktion einsetzt, zu einer Vervollständigung der Füllung der letzteren führt und sich bei aufmerksamer Betrachtung auch als schwache Erhebung in der Kammerdruckkurve erkennen läßt. Die nun folgende gewaltige Drucksteigerung in der Kammer verrät sich nicht im Vorhof, was auf die inzwischen erfolgte Schließung der Zipfelklappe hinweist. Dadurch wird der Druckverlauf in dem Vorhof wieder unabhängig von der Kammer, er fällt rasch wieder auf Null, steigt dann entsprechend der zunehmenden Füllung von den Venen her allmählich an, um dann neuerdings zu fallen und eventuell negativ zu werden, wenn die Kammer ihre aussaugende Wirkung entfaltet. Hierdurch wird aber die Zipfelklappe wieder geöffnet, so daß auch hierfür der Zeitmoment aus den Kurven ableitbar ist.

Trägt man nun die Zeiten der Klappenschlüsse in die Kurven des Druckverlaufes ein, so zerfällt die vollständige Herzperiode in vier Abschnitte von denen einer durch die Kommunikation zwischen Kammer und Arterie — Entleerungszeit — ein anderer durch die Kommunikation zwischen Kammer und Vorhof — Füllungszeit — gekennzeichnet ist, während sich zwischen diese beiden Abschnitte zwei weitere einschieben, in welchen die Kammer mit keinem benachbarten Raum in Verbindung steht und die daher als Verschlußzeiten zu bezeichnen sind. Sie können in eine Verschlußzeit mit steigendem Druck — Anspannungszeit — und in eine solche mit fallendem Druck — Entspannungszeit — unterschieden werden.

Die beiden Verschlußzeiten sind nun dadurch ausgezeichnet, daß während ihrer Dauer die Füllung der Kammern sich nicht verändert, die Muskelfasern derselben nur Spannungsänderungen aber keine Längenänderungen durchlaufen. Eine derartig verlaufende Zuckung wird als eine isometrische bezeichnet und die beiden Verschlußzeiten sind als Stücke einer isometrischen Zuckung aufzufassen oder richtiger von zwei solchen, indem die eine Verschlußzeit bei großer, die andere bei geringer Füllung verläuft. Die anderen beiden Abschnitte der Herzperiode sind dagegen durch gleichzeitige Änderung von Druck und Füllung ausgezeichnet.

Bei der innigen Beziehung, welche zwischen Füllung und Druck besteht, muß es sehr wünschenswert erscheinen, die Füllung neben dem Druck zur Messung zu bringen. Dies ist O. Frank (Z. f. B. **32**, 1895, 370)

an Froschherzen gelungen und er war dadurch in den Stand gesetzt, den Ablauf des Druckes bei verschiedenen Füllungen mit und ohne Entleerung einer genauen Untersuchung zu unterwerfen.

Durch eine geeignete Modifikation des in der Technik zur Arbeitsmessung an Dampfmaschinen gebräuchlichen Indikators war er ferner imstande, den Druckverlauf in der Herzkammer des Frosches als Funktion der jeweils herrschenden Füllung darzustellen und damit die von einer Kammerzuckung geleistete Arbeit viel genauer zu bestimmen als dies durch die oben versuchte Schätzung für das menschliche Herz geschehen konnte (Z. f. B. **37**, 1898, 483).

Die Selbsterregung oder Automatie des Herzens. Bei den bisherigen Erörterungen ist die andauernde, regelmäßige Tätigkeit des Herzens als etwas Gegebenes vorausgesetzt worden. Es soll nun näher untersucht werden, von welchen Bedingungen dieselbe abhängt.

Zunächst haben wiederholte, in den vorausgegangenen Vorlesungen durchgeführte Versuche gezeigt, daß das ausgeschnittene Herz seine rhythmischen sogen. automatischen Bewegungen fortzusetzen pflegt. Aber nicht nur der regelmäßige Wechsel zwischen Ruhe und Erregung, sondern auch die ganze zum Transport des Blutes nötige Peristaltik der einzelnen Herzabschnitte samt den jeweiligen Klappenschlüssen können außerhalb des Körpers vor sich gehen, wie der heute in Gang gesetzte Versuch beweist, bei dem ein künstlicher aus Glasgefäßen und Kautschukröhren gebauter Kreislauf durch ein ausgeschnittenes Froschherz unterhalten wird.

Die rhythmische Erregung aus inneren Gründen, die sog. Automatie, ist nicht dem Herzmuskel allein eigentümlich, sondern kommt noch vielen anderen Organen zu, wie den Flimmerepithelien, den glatten Muskeln der Eingeweide und Gefäße u. a. m. Auch der ausgeschnittene Skelettmuskel verhält sich außerhalb des Körpers selten völlig ruhig, er gerät, in sog. indifferente Salzlösungen eingetaucht, sehr oft in andauernde Unruhe, die bedeutend verstärkt werden kann durch Zusatz einer kleinen Menge Alkali. Es ist indessen noch fraglich, ob diese von Biedermann (Wiener Sitzgsber. 82, III, 1880, Elektrophysiologie I, S. 90) genauer studierten „spontanen" Zuckungen mit den „automatischen" Bewegungen in Analogie gebracht werden dürfen.

Von den im ausgeschnittenen Herzen vorhandenen Gewebselementen können die Muskeln oder die Nerven für die Automatie verantwortlich gemacht werden. Markhaltige und besonders marklose Nerven finden sich im Herzen allenthalben, und wie die neueren Methoden zur Nervenfärbung zeigen, in außerordentlich großer Menge. Es dürfte kaum eine Muskelzelle geben, die nicht von feinsten Nerven umsponnen ist. Viel spärlicher sind die (sympathischen) Ganglienzellen vorhanden; sie finden sich an bestimmten Punkten des Herzens zu Haufen vereinigt.

Gegen die Annahme, daß der Rhythmus des Herzens durch diese nervösen Gebilde bedingt sei, spricht fürs erste der Umstand, daß sie während der individuellen Entwickelung später auftreten als das Herz zu schlagen beginnt. So schlägt z. B. beim Hühnchen das Herz bereits 36 Stunden nach Beginn der Bebrütung, während Nerven und Ganglienzellen erst am 5. bis 6. Tage aufzutreten beginnen. His jun., Leipzig. Abh. **18**, 1891, 31.

An ausgewachsenen Herzen, namentlich der nackten Amphibien, lassen sich die ihrer Lage nach wohlbekannten Zellenhaufen ausrotten, oder die sie verbindenden Nerven durchtrennen, ohne daß eine Unterbrechung der Schlagfolge eintritt. An eine Entfernung der Nerven kann natürlich bei ihrer allgemeinen Verbreitung nicht gedacht werden. Ihre Bedeutung für die Entstehung des Rhythmus ist vorläufig noch fraglich. Die Muskelmassen des Herzens stehen wie oben erwähnt überall in leitender Verbindung untereinander, es liegt ein wirkliches Netz kontraktiler Substanz vor. Nun ist durch Engelmann schon vor langer Zeit gezeigt worden, daß man den Herzmuskel in beliebiger Richtung einschneiden kann und trotzdem noch eine Übertragung der Reize erfolgt, wenn nur die einzelnen Stücke des Herzens nicht völlig von einander getrennt, d. h. ihre leitende Verbindung unterbrochen ist. Der Gedanke, diesen Erfolg auf Rechnung der Nerven zu setzen, ist, solange man nur den anatomischen Gesichtspunkt berücksichtigt, nicht abzuweisen, wenn wirklich, wie es nach den sorgfältigen Untersuchungen von F. B. Hofmann den Anschein hat, die Herznerven nicht Geflechte, sondern Netze bilden (A. f. A. 1902, 101).

Gegen eine solche Auffassung spricht aber die geringe Geschwindigkeit mit der die Ausbreitung der Erregung stattfindet. Während nach Engelmann (A. f. P. 1901, 10) die marklosen Nerven der Froschcornea merklich ebenso schnell leiten wie die markhaltigen des Frosches, fand er die Erregungsleitung vom Vorhof auf die Kammer zu 90 mm/sec d. h. mehrere hundertmal langsamer als die Leitung im Nerv. Die Bahn für diese Überleitung sind die Muskelbündel, die den Vorhof mit der Kammer verbinden. Sie sind zuerst von Paladino beschrieben und dann von mehreren Forschern wiedergefunden worden, vgl. Engelmann, A. g. P. **56**, 1894, 149.

Es ist daher wahrscheinlich, daß die Nerven des Herzens, obwohl sie sehr wichtige Beziehungen zwischen ihm und dem Körper vermitteln (s. u.) doch für die Entstehung und Ausbreitung der rhythmischen Tätigkeit nicht verantwortlich sind.

Wie das ganze Herz, so kann auch jedes Stück desselben rhythmische Zuckungen ausführen, wenn es unter geeignete Bedingungen gesetzt wird. Diese Bedingungen sind wesentlich chemischer Natur. Es hat sich herausgestellt, daß Lösungen, die neben NaCl kleine Mengen von $NaHCO_3$, KCl und CaCl, sowie gelösten Sauerstoff enthalten, die Herztätigkeit merklich ebenso gut erhalten wie Blut, namentlich wenn noch ein ernährender Zu-

satz von Traubenzucker gemacht wird. Durch solche Lösungen kann selbst die Tätigkeit von ausgeschnittenen Säugetierherzen längere Zeit unterhalten werden, wenn die Flüssigkeit mit Sauerstoff bei 1—2 Atmosphären gesättigt durch die Koronargefäße geleitet wird (Locke, C. f. P. **14**, 1900, 671).

Da jedes Muskelstück des Herzens die Fähigkeit zu rhythmischer Verkürzung besitzt, so muß bei der normalen Tätigkeit des Herzens eine Ordnung der Erregungsimpulse stattfinden, damit die richtige peristaltische Bewegungsart zu stande kommt. Hierbei spielen folgende Eigenschaften des Herzmuskels eine wichtige Rolle:

1. Der schon oben erwähnte refraktäre Zustand, d. h. die Unerregbarkeit oder Schwererregbarkeit jedes Herzabschnittes während der Zeit des Zuckungsablaufes.

2. Die Ausbreitung der Erregung von einer Herzabteilung auf die angrenzenden mit der Beschränkung, daß die Ausbreitung leichter in der peristaltischen als in der antiperistaltischen Richtung erfolgt.

3. Der raschere Rhythmus der venenwärts gelegenen Herzabschnitte.

Die letztere Eigenschaft des Herzmuskels kann nur beobachtet werden, wenn man die Herzabteilungen von einander trennt. Es schlägt dann jede Abteilung in ihrem eigenen Rhythmus, der um so rascher ist, je näher sie den Herzvenen liegt. Daß der Zuckungsablauf im Sinus rascher erfolgt als im Vorhof, und hier wieder rascher als in der Kammer, ist bereits oben (S. 62) ausgeführt worden. Es ist daher begreiflich, daß der am raschesten schlagende Herzteil seinen Rhythmus dem ganzen Organ aufzwingt, da seine Erregungszustände auf die benachbarten übergreifen. Gleichwohl ist es möglich durch Reize, die auf die Kammer wirken, eine antiperistaltische Ausbreitung der Erregung herbeizuführen, doch gelingt sie stets weniger leicht als die Ausbreitung in peristaltischer Richtung. Nach Versuchen von Engelmann (A. g. P. **62**, 1896, 400) an einseitig abgekühlten Muskeln scheinen ganz allgemein langsam zuckende Muskelabschnitte zwar leicht eine Erregung von rascher zuckenden aufzunehmen, sie aber nur schwer auf letztere zu übertragen (irreciproke Leitung).

Die Erschwerung der rückläufigen Leitung ist physiologisch von großer Bedeutung, da durch besondere Reize überzählige Kammersystolen entstehen können. Als ein solcher Reiz wirkt eine plötzlich auftretende starke Füllung der Kammern oder ein erhöhter Widerstand im Arteriensystem. Hering jun. hat es z. B. wahrscheinlich gemacht, daß die vorzeitigen Schläge des Pulsus bigeminus und trigeminus auf solchen Extrasystolen beruhen, deren rückwärtige Ausbreitung aber nur ausnahmsweise stattfindet, so daß größere Störungen der Zirkulation vermieden werden. Hierbei kann natürlich auch die refraktäre Periode des Vorhofes eine wichtige Rolle spielen (A. g. P. **82**, 1900, 1).

Das Übergewicht des am raschesten schlagenden Herzteils dürfte auch für die Konkurrenz der Muskeln an den großen Herzvenen maßgebend sein. Würde hier jede Vene ihren eigenen Takt innehalten, so wäre das erfolgreiche Zusammenwirken der Herzteile sehr erschwert. Die obige Annahme macht auch hier die Erhaltung einer gewissen Ordnung verständlich. Dabei ist nicht ausgeschlossen, daß je nach Umständen verschiedenen Teilen des Herzmuskels die führende Rolle zufällt oder daß die Führung überhaupt verloren geht und ganz unregelmäßige Herzbewegungen entstehen. Vielleicht ist das sog. Delirium cordis (vgl. Mac William, J. of P. **8**, 1887, 296) als eine derartige Bewegungsform aufzufassen. Eine Erschwerung der Erregungsleitung zwischen zwei Herzabteilungen z. B. zwischen Vorhof und Kammer in der Art, daß erst auf zwei oder mehrere Schläge des Vorhofs ein Schlag der Kammer folgt, wird als Block bezeichnet (Gaskell, Phil. Trans. 1882, **3**, 997; J. of P. **4**, 1883, 64). Wie es scheint, lassen sich ähnliche Störungen auch am Menschen zuweilen beobachten (vgl. W. His jun., A. f. klin. Med. **64**, 1900, 316).

Vierter Teil.

Die Bewegung des Blutes und der Lymphe.

Nachdem das Herz als Motor des Kreislaufs auf seine wichtigsten Eigenschaften untersucht worden ist, seien nun die Strömungserscheinungen in den Gefäßen einer näheren Betrachtung unterworfen. Vor allem wird es sich empfehlen, auf Grund der bekannten anatomischen Konfiguration des Gefäßsystems übersichtlich festzustellen, welches Verhalten von Blutgeschwindigkeit und Blutdruck längs der Bahn des Kreislaufes erwartet werden darf. Als Ausgangspunkt für die Betrachtung dient am besten die schematische Versuchsanordnung, die schon oben zu ähnlichem Zwecke benützt worden ist. Sie bestand aus einem mit Wasser gefülltem Druckgefäß, aus dem der Ausfluß erfolgte durch ein einfaches, grades, horizontales und überall gleichweites Rohr. Jeder Querschnitt desselben liefert, wie oben besprochen, ein gleiches Sekundenvolum; ferner herrscht in Anbetracht des unveränderlichen Querschnitts überall dieselbe Stromgeschwindigkeit. Unter Stromgeschwindigkeit ist hier die „mittlere" verstanden, d. h. die aus der Division des Sekundenvolums durch den Querschnitt errechnete Weglänge, welche die Wasserteilchen in der Sekunde zurücklegen, wobei vorausgesetzt wird, daß alle durch den Querschnitt tretenden Teilchen dieselbe Geschwindigkeit besitzen. Dies ist in Wirklichkeit nicht der Fall, vielmehr nehmen die an der Röhrenwand gelegenen und sie benetzenden Teilchen überhaupt nicht an der Strömung teil, sie haben die Geschwindigkeit Null, die übrigen aber eine um so größere, je näher sie der Achse des Rohres sind. Findet die Strömung nur in der Richtung der Achse statt, was für enge Röhren zutrifft, so ist wie von Kries gezeigt hat, die Stromgeschwindigkeit in der Achse (die maximale Geschwindigkeit) gerade doppelt so groß als die mittlere. Beiträge zur Physiologie, Festschr. f. C. Ludwig, Leipzig 1887, S. 101.

Ist einmal ein Wasserteilchen in die überall gleichweite Röhre eingetreten, so wird es auf seinem ganzen Wege durch dieselbe seine Ge-

schwindigkeit beibehalten, verschiedene Wasserteilchen werden aber im allgemeinen verschiedene Geschwindigkeiten annehmen und daraus folgt jene innere Reibung der Flüssigkeit, deren druckverzehrende Wirkung bereits oben beobachtet wurde; eine Reibung zwischen der Röhrenwand und der benetzenden Flüssigkeitsschicht findet nicht statt. In dem angezogenen Schema ist die Reibung in jedem Längenelement der Röhre gleich groß, der Druckabfall ist daher ein geradliniger.

Der Druckverlust durch Reibung hängt seiner Größe nach außer von den Dimensionen der Röhre und der Stromgeschwindigkeit in sehr hohem Grade von der Natur der Flüssigkeit und deren Temperatur ab. Nach den Versuchen von Hirsch und Beck (Arch. f. kl. Med. 69, 1901, 503) ist die Reibung des menschlichen Blutes 5mal größer als die des Wassers von Körpertemperatur. Hürthle (A. g. P. 82, 1900, 415) fand

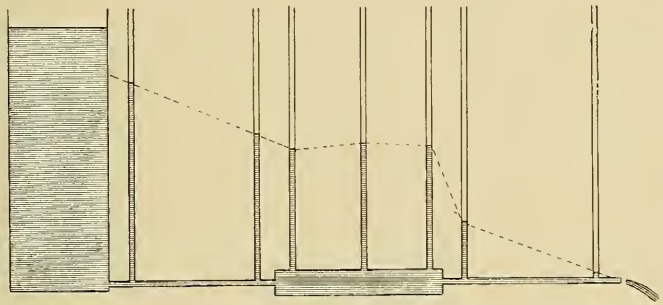


Fig. 20. Druckgefälle in einem Rohr von veränderlicher Weite.

die Reibung des Hundeblutes 4,7 des Katzenblutes 4,2, des Kaninchenblutes 3,3mal größer als Wasser. Merkwürdigerweise hat die Art der Ernährung einen sehr deutlichen Einfluß auf die innere Reibung des Blutes. Vgl. Hürthle a. a. O.

Um den Verhältnissen des Kreislaufs etwas näher zu kommen sei nun das gleichweite Rohr ersetzt durch eines von ungleicher Weite. Fig. 20 stellt ein solches aus drei Abschnitten bestehend dar. Der erste und dritte Abschnitt haben gleichen Durchmesser, der mittlere Abschnitt einen 5mal größeren; es verhalten sich somit die Querschnitte wie 1 : 25.

Bezüglich Geschwindigkeit ist klar, daß die Volumgeschwindigkeit auch hier für jeden Querschnitt die gleiche sein muß. Die mittlere Stromgeschwindigkeit ist dagegen in der zweiten Abteilung 25 mal kleiner, denn nur so ist die gleiche sekundliche Lieferung auch für den großen Querschnitt möglich. Betrachtet man das Verhalten des Drucks durch die eingesetzten Steigröhren, so zeigt sich in dem ersten und dritten Abschnitt

ein gleich steiler, gegen das offene Röhrenende gerichteter Druckabfall, dagegen in dem Mittelstück keine Druckabnahme sondern ein kleiner Druckzuwachs. Bei genauerer Betrachtung findet man in dem Mittelstück folgende Druckänderungen: Zuerst beim Übergang aus dem engen in das weite Rohr ein deutlicher, wenn auch nicht sehr beträchtlicher, Druckabfall, dann ein Steigen des Drucks bis gegen die Mitte der weiten Röhre, darauf ein sehr geringes Sinken, endlich ein steiler Druckabfall beim Übergang aus dem weiten in das enge Rohr. Vgl. C. Ludwig, Lehrbuch, 2. Aufl. 1861, S. 62.

Was zunächst den geringen Druckabfall beim Eintritt der Flüssigkeit in das weite Rohr betrifft, so ist er durch die hier auftretenden Wirbel bedingt, die man bei durchsichtigen Röhren beobachten kann, wenn dem Wasser Bärlappsamen oder ein anderes leichtes Pulver beigemengt wird. Die mit der Wirbelbewegung einhergehende Reibung läßt den Druckverbrauch verständlich erscheinen.

Am überraschendsten ist die weiterhin in der Richtung der Strömung stattfindende Druckzunahme. Es ist indessen zu berücksichtigen, daß gerade an dieser Stelle die mittlere Stromgeschwindigkeit auf $^1/_{25}$ ihres Wertes herabsinkt und damit der größte Teil der lebendigen Kraft der Flüssigkeit verloren geht. Er wird, wie der Versuch nicht bezweifeln läßt, wenigstens z. T., in Volumenergie zurückverwandelt, was in Form eines Druckzuwachses in Erscheinung tritt. Umgekehrt muß bei dem Übergang aus dem mittleren weiten Abschnitt in den letzten engen die frühere Geschwindigkeit bezw. lebendige Kraft der Flüssigkeit wieder erzeugt werden, woraus ein starker Druckabfall resultiert.

Der eben beschriebene Versuch ist nicht ohne Bedeutung für die Vorgänge im Gefäßsystem. Es ist anatomisch festgestellt, daß die Aufteilung der Gefäßstämme stets so stattfindet, daß die Summe der Querschnitte der Zweige größer ist als der des Stammes. Mit zunehmender Vergrößerung des Gesamtquerschnittes muß aber die mittlere Stromgeschwindigkeit proportional abnehmen, so dass aus der verschiedenen Geschwindigkeit des Blutes in den einzelnen Abschnitten seiner Bahn ein Schluß auf die Veränderung des Gesamtschnittes möglich wäre. Leider ist die Kenntnis dieser Werte noch sehr unvollkommen. Nimmt man die mittlere Stromgeschwindigkeit in der menschlichen Aorta, wie oben S. 55, zu 130 mm/sec an und die in den Kapillaren zu 0,5 mm/sec, so würde daraus eine Verbreitung des Strombettes auf das 260 fache folgen.

Genauere Angaben über die Konfiguration der Strombahn besitzt man beim Hunde für das Gebiet der Art. mesenterica superior (Mall, Lpzger. Abh. **14**, 1887, 162) und für das der Arterie Pulmonalis (Miller, J. of Morphology 8, 1893, 180). Hierüber gibt die nachstehende Tabelle einen Überblick.

Name	Einzel-			Zahl	Gesamt-		
	Durchmesser	Querschnitt	Umfang		Durchmesser	Querschnitt	Umfang
Art. mes. sup.	3 mm	7 mm^2	9,4 mm	1	3 mm	7 mm^2	9,4 mm
Darmkapillaren	7 μ	38,5 μ^2	22 μ	$71{,}5 \cdot 10^6$	60 mm (1 : 20)	2800 mm^2 (1 : 400)	1600 m (1:170000)
Art. pulmonalis	15,5 mm	181 mm^2	48,5 mm	1	15,5 mm	181 mm^2	48,5 mm
Lungenkapillaren	7 μ	38,5 μ^2	22 μ	$600 \cdot 10^6$	171 mm (1 : 11)	23000 mm^2 (1 : 130)	13000 m (1:270000)

Man sieht, daß das Kapillargebiet der Pulmonalis einen etwa 130 fach, das der Mesenterica einen etwa 400 fach größeren Gesamtquerschnitt besitzt als die Stammarterie. Man sollte demnach einen Druckgewinn beim Übergang in die Kapillaren erwarten, wenn es sich eben um nichts anderes handelte, als nur um die Vergrößerung des Gesamtquerschnittes. Groß würde der Druckgewinn allerdings niemals sein können, weil, wie oben gezeigt wurde, der als lebendige Kraft des Blutes zum Vorschein kommende Teil der Herzarbeit überhaupt sehr klein ist, und kaum mehr als $^1/_{250}$ der ganzen Arbeit ausmacht.

Weit größere Bedeutung hat der Umstand, daß die Vergrößerung des Gesamtquerschnittes unter starker Aufteilung des Stammes geschieht, derart, daß dem einfachen Stamme 600, bezw. 71 Millionen Kapillaren gegenüberstehen mit einer Peripheriesumme von 13 bezw. 1,6 Kilometer. Das Blut fließt in den Kapillaren gewissermaßen in äußerst dünner Schicht über einen Flächenstreifen, dessen Breite 13 bezw. 1,6 Kilometer beträgt. Dabei ist seine mittlere Geschwindigkeit, nicht etwa im gleichen Verhältnis verringert, sondern nur etwa 130—400 mal kleiner als in der Stammarterie. Hieraus folgt notwendig eine bedeutende Zunahme der Reibung. Im Sinne einer Vergrößerung der Reibung wirkt ferner der Umstand, daß das Blut keine homogene Flüssigkeit ist, sondern Körperchen enthält deren Durchmesser dem der Kapillaren gleichkommt. Es ist ersichtlich, daß in dem Kapillargebiet die Zunahme der Reibung in viel höherem Maase das Druckgefälle beherrschen muß, als die drucksparende bezw. druckspeichernde Wirkung der Vergrößerung des Gesamtquerschnittes, mit anderen Worten es ist im Kapillargebiet ein ansehnlicher Druckverlust zu gewärtigen.

Dies wird durch den Versuch durchaus bestätigt. Mißt man den Druck im Arteriensystem, so findet man ihn überall hoch und vom Herzen bis zu den vorkapillaren Zweigen nur wenig abnehmend. In den Venen ist dagegen der Druck überall niedrig und das Gefälle von den Venen-

wurzeln bis zur Vena cava gering. Der wesentliche Druckabfall und die hauptsächliche Aufzehrung der Herzarbeit findet demnach in dem relativ kurzen Stück des kapillaren Gefäßbezirkes statt.

Bisher wurden den Erörterungen über die Verteilung der Geschwindigkeit und des Drucks innerhalb des Gefäßsystems Modelle aus starrwandigen Röhren zu grunde gelegt. Um zu ermessen, welche Bedeutung die Elastizität der Gefäße für die Kreislauferscheinungen besitzt, seien einige Versuche mit dem vorliegenden Schema ausgeführt, das aus folgenden Teilen besteht (Fig. 21).

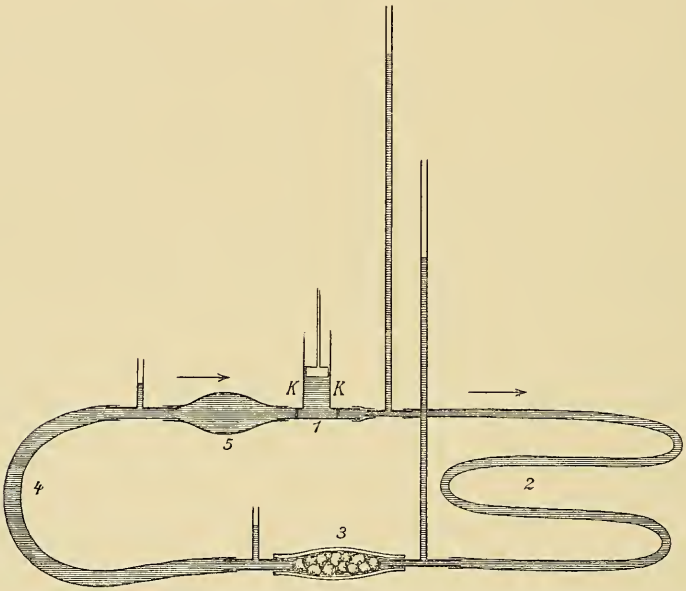


Fig. 21. Schema des Blutkreislaufes. 1 Pumpe, K, K deren Klappen, 2 arterieller, 4 venöser Schlauch, 3 Reibungswiderstand an Stelle des Kapillarsystems, 5 schlaffer Kautschukbeutel an Stelle des Vorhofs. An der Grenze je zweier Abteilungen sind Steigrohre eingesetzt.

1. Aus einer Saug- und Druckpumpe an Stelle der Herzkammer, deren Klappen K, K nur eine Strömung von links nach rechts erlauben.
2. Aus einem engen starkwandigen elastischen Schlauch von 10 m Länge. Er ist an das Ausströmungsventil der Pumpe angesetzt und ersetzt das Arteriensystem.
3. Aus einem Strömungswiderstand, gebildet von einem Schlauchabschnitt, der mit Schwammstücken gefüllt ist und das Kapillarsystem darstellen soll.

4. Aus einem weiten und dünnwandigen Schlauch von 5 m Länge an Stelle des Venensystems.
5. Aus einem dünnwandigen Kautschukbeutel, der dem Saugventil der Pumpe vorgelegt ist und den Vorhof vertritt.

Endlich sind noch in den Anfang und das Ende des arteriellen wie des venösen Schlauches Steigröhren eingesetzt[1]).

Solange die Pumpe in Ruhe ist, stellt sich die Flüssigkeit in allen Teilen des Apparats auf gleiche Höhe, etwa 13 cm, ein. Der überall gleiche Druck entspricht der Füllung des Gefäßsystems an der Leiche. Tritt die Pumpe in Tätigkeit, so ändert sich sofort der Druck in allen Teilen des Systems, indem er in der Arterie steigt, in der Vene sinkt, bis die Druckdifferenz genügt, um eine der Pumpenförderung gleiche Flüssigkeitsmenge (pro Zeiteinheit) aus der Arterie in die Vene überzutreiben. Je größer der Widerstand in dem Kapillarsystem ist, eine desto größere Druckdifferenz ist hierzu nötig, eine um so größere Ausdehnung, Füllung und Spannung des arteriellen Schlauches wird sich einstellen.

Ist der Widerstand in den Kapillaren konstant, so stellt sich unter Vermittlung dieser Druckdifferenz sehr bald ein stationäres Fließen ein, wobei trotz sehr verschiedenen Druckes überall dieselbe Volumgeschwindigkeit herrscht. Ähnlich wie eine Änderung im Widerstand der Kapillaren wirkt eine Änderung der Herztätigkeit: Wächst die von der Pumpe geförderte Flüssigkeitsmenge, so nimmt die Druckdifferenz zwischen Arterie und Vene zu. Über das Verhalten der Stromgeschwindigkeit in den verschiedenen Abschnitten des Kreislaufs gibt das Schema keinen mit den natürlichen Verhältnissen vergleichbaren Aufschluß, da sein Gesamtquerschnitt sich nur wenig ändert.

Ein zweiter durchgreifender Unterschied zwischen Arterie und Vene bezieht sich auf die mit der Tätigkeit der Pumpe einhergehenden Druckschwankungen. Diese als „Pulse“ bekannten Schwankungen finden sich deutlich nur in der Arterie, nicht oder kaum angedeutet in der Vene, so daß der Druck in letzterer als konstant angesehen werden darf. Auch dies entspricht den wirklichen Verhältnissen. Mag es verständlich erscheinen, daß der Puls durch den Widerstand des Kapillarsystems nicht hindurchtritt, so bleibt doch auffallend, daß die rhythmischen Saugwirkungen der Pumpe nicht zu einem Venenpuls führen. Hierfür ist der schlaffe Beutel verantwortlich zu machen, welcher ebenso wie der Vorhof des Herzens als elastisches Reservoir der Pumpe vorgesetzt ist. Die von der Pumpe geförderte Wassermenge, die im arteriellen Schlauch starke Druckschwankungen hervorruft, ist auf der venösen Seite nahezu ohne Wirkung.

---

[1]) Ein derartiges, etwas einfacher gebautes Schema ist zuerst von E. H. Weber 1850 zur Erläuterung der Vorgänge im Kreislauf benützt worden. Ostwalds Klassiker der exakten Wissenschaften Nr. 6.

Beobachtet man die Druckschwankungen in der Arterie, so findet man sie

in Manometer I zwischen 106 und 140 cm Wasser, Mitteldruck 123,
in Manometer II „ 100 „ 118 „ „ „ 114.

Als Mitteldruck ist hier das arithmetische Mittel zwischen dem maximalen und minimalen Druck angenommen, was zulässig ist bei Druckschwankungen die annähernd symmetrisch um den Mitteldruck stattfinden. Die Abnahme des Mitteldrucks von I gegen II erklärt sich aus dem Druckverlust durch die Strömung. Außer der verschiedenen Größe der Schwankung ist aber noch auffällig ihr ungleichzeitiges Auftreten. Wird die Pumpe nach dem Schlage eines Metronoms alle 2 Sekunden niedergedrückt, so sieht man deutlich die beiden Manometer in entgegengesetzter Richtung schwingen und unterbricht man auf kurze Zeit die Arbeit der Pumpe, so bemerkt man, daß der letzte Stoß ziemlich genau nach einer Sekunde zu dem zweiten Manometer gelangt. Er durchläuft also 10 Meter Schlauch in etwa einer Sekunde. Es ist ganz ausgeschlossen, daß in dieser Zeit die von dem Pumpenstoß eingetriebene Flüßigkeit den ganzen Schlauch durchläuft. Die Wasserförderung beträgt 24 cm^3 bei jedem Pumpenstoß d. i. in 2 Sekunden. Ist der Querschnitt des Schlauches 0,8 cm^2, so berechnet sich die mittlere Stromgeschwindigkeit zu 30 cm/2 sec oder 15 cm/sec. Gibt man der maximalen Geschwindigkeit der Wasserteilchen in der Achse des Rohres den doppelten Wert, so ist dies doch erst $^1/_{33}$ des Weges, den die Druckschwankung zurücklegt. Man sieht also, daß es nicht das eingepumpte Wasser ist, welches in einer Sekunde 10 Meter weit vordringt, sondern daß es sich hier um die Ausbreitung einer Bewegung handelt, die über den Strom hinwegläuft und eingeleitet wird durch die bei jedem Pumpenstoß örtlich eintretende Ausweitung des Schlauches. Die mit der Ausweitung verbundene Drucksteigerung wirkt nun auf den nächstvorliegenden Röhrenabschnitt u. s. w., so daß in kurzer Zeit die örtliche Störung über die ganze Länge des Schlauches hinweggeeilt ist. Eine solche Bewegung, die regelmäßig fortschreitend die hintereinanderliegenden Teile eines Körpers in gleicher Weise ergreift, nennt man eine Welle, die vorliegende speziell eine Schlauchwelle.

Ganz unverändert gelangt allerdings die Welle nicht an das Ende des Schlauches; sie verliert, wie die Beobachtung ergibt, an Höhe. Dies ist nicht in der Natur der Wellenbewegung begründet, sondern eine Folge der Reibung. Je enger der Schlauch und je zäher die Flüssigkeit, desto mehr wird die Welle verflacht (und verbreitert). Hiebei wird die lebendige Kraft der Wellenbewegung in Wärme umgesetzt.

Ist nun die Welle an das Ende des Arterienschlauches gelangt, so wird sie offenbar an dem Übertritt in die Vene gehindert. Daß das Hindernis nicht ein absolutes ist, lehrt das Vorkommen von wirklichen, mit dem Strom laufenden, nicht vom Vorhof rückwärts sich ausbreitenden

Venenpulsen. In der Regel findet man jedoch die Venen pulslos, so daß der Anschein entsteht, der Puls werde in den Kapillaren vernichtet. Am Schema ist dies indessen nicht der Fall. Die Welle hört an dem Orte der plötzlich zunehmenden Reibung nicht auf, sondern wird zurückgeworfen. Läßt man die Pumpenstöße in relativ langen Intervallen, etwa alle 4 oder 5 Sekunden aufeinanderfolgen, so bemerkt man zunächst, daß bei jedem Pumpenschlag die Druckschwankung im Manometer II 1 Sekunde nach der im Manometer I auftritt. Damit ist aber der Vorgang nicht zu Ende, denn wieder eine Sekunde später erscheint die Schwankung neuerdings in Manometer I und so weiter abwechselnd in den beiden Manometern, bis die Welle infolge der Reibung bis zur Unkenntlichkeit verkleinert ist. Die Welle wird demnach am Ende des arteriellen Schlauches nicht vernichtet, sondern wandert solange zwischen dem Kapillarwiderstand und der arteriellen Klappe hin und her, bis sie unmerklich wird.

Ob ein derartiger Prozeß auch im Körper stattfindet, kann natürlich nicht aus Analogie mit dem Schema erschlossen werden, sondern bedarf einer besonderen Untersuchung, die sich mit der Beschaffenheit und dem zeitlichen Verhalten des Pulses an verschiedenen Körperstellen zu befassen haben wird (s. u. S. 85).

Legt man den Finger auf eine oberflächliche Arterie, so fühlt man den regelmäßigen Wechsel in der Weite derselben, den sog. Puls. Die ärztliche Beobachtung des Pulses richtet sich namentlich auf folgende 4 Eigenschaften oder Qualitäten des Pulses:

1. Die Frequenz, oder die Zahl der Schläge in der Zeiteinheit, als welche gewöhnlich die Minute gilt. Man rechnet 60—70 Schläge auf die Minute als normal für den erwachsenen Menschen. Der Neugeborene hat etwa die doppelte Zahl; sie sinkt im Lauf der Entwickelung anfangs rasch, später allmählich auf den Normalwert des Erwachsenen. Bekannt ist die frequenzsteigernde Wirkung von körperlicher Anstrengung, seelischer Erregung und erhöhter Körpertemperatur auf den Puls.

2. Die Größe des Pulses, d. h. der Unterschied zwischen maximalem und minimalem Durchmesser der Arterie. Sie läßt sich nur schätzen, gibt aber, solange die Dehnbarkeit der Arterie sich nicht ändert, eine Vorstellung von der Blutmenge, die das Herz auswirft, dem sog. Schlagvolum.

3. Der zeitliche Ablauf des einzelnen Pulses, wobei namentlich in Frage kommt, ob die Volum- bezw. Druckzunahme in der Arterie rasch (schnellend, „celer") stattfindet, oder langsam (träge, „tard"). Hieher gehört auch die Frage, ob der tastende Finger nur einen Anstoß verspürt, wie es die Norm ist, oder nach dem Hauptschlag noch einen schwächeren Nebenschlag, Pulsus dikrotus oder Doppelschläger.

Fühlt man die Pulse an zwei Stellen des Körpers, so bemerkt man, daß sie im allgemeinen zeitlich nicht zusammenfallen. Je entfernter vom

Herzen die pulsierende Stelle ist, desto später erscheint der Puls. Die Pulsverspätung beträgt stets nur Bruchteile einer Sekunde. Die Erscheinung ist ganz analog der Ausbreitung der Wellen im Schlauche.

4. Die Härte des Pulses, die man um so größer schätzt, je mehr Kraft aufgewendet werden muß, um die beobachtete Arterie bis zum Verschwinden des Pulses in deren Peripherie zusammenzudrücken.

Alle diese Bestimmungen haben, die der Frequenz ausgenommen, nur den Charakter von Schätzungen. Sollen sie in schärferer Weise geschehen, so muß man sich besonderer Instrumente bedienen.

Man benützt zu diesem Zwecke:

1. den Sphygmograph oder Pulsschreiber, ein zuerst von Marey J. de P. 3, 1860, 241) in brauchbare Form gebrachtes Instrument. Es besteht aus einer federnden Zunge die in ein Rähmchen gefaßt auf dem Arm festgebunden wird. Das freie Ende der Zunge drückt mit einem Knopf gegen die pulsierende Stelle, macht deren Schwingungen mit und überträgt sie auf einen stark vergrößernden Schreibhebel. Die Kurve, das Sphygmogramm, stellt die Druckschwankungen in der Arterie dar, ohne daß die wirklichen Druckwerte bekannt sind. Verbindet man die Sphygmographie mit einer Zeitschreibung, so läßt sich die Frequenz des Pulses, sowie Eigentümlichkeiten im zeitlichen Ablauf der einzelnen Punkte zur Darstellung bringen. Auf diesem Wege erfährt man z. B., daß fast in jedem Pulse auf den Hauptschlag ein Nebenschlag folgt, daß die Kurven verschiedener Arterien nicht übereinstimmen, die Pulsform somit eine Funktion des Beobachtungsortes ist. Man kann ferner beobachten, daß der Puls einer Arterie mit der Zeit sich ändert, sowohl unter normalen Verhältnissen, wie namentlich in krankhaften Zuständen. Die Aufschreibung des Pulses kann auch mittelst Luftübertragung stattfinden (wie oben S. 61 die des Kardiogramms). Schreibt man gleichzeitig die Pulse zweier Arterien, so läßt sich die Pulsverspätung genau bestimmen. Aus der Division des Wegunterschiedes (Differenz der Abstände der Beobachtungsorte vom Herzen) durch die Verspätung erhält man die mittlere Geschwindigkeit der Pulswelle. Für den Menschen sind Werte von 6—8 m/sec normal. In pathologischen Fällen sind Werte bis 14 m/sec beobachtet. Vgl. v. Frey, Die Untersuchung des Pulses. Leipzig 1892.

2. Zur Bestimmung der Pulsgröße kann der Tachograph (v. Kries, A. f. P. 1887, 254) dienen. Er besteht aus einem Blechzylinder, in den der Arm oder ein Bein luftdicht eingeführt wird und dessen Hohlraum mittelst eines Schlauches in Verbindung steht mit der Gasleitung zu einer kleinen Stichflamme. Volumzunahme des Armes bedingt eine verstärkte Gaszufuhr zur Flamme und somit eine Vergrößerung derselben, während Schwinden des Armes eine Verkleinerung bewirkt. Die Zuckungen der Flamme werden auf photographischem Wege registriert; die Kurven

heißen Tachogramme. Sie haben wie die Sphygmogramme eine örtlich verschiedene Form.

Wie ersichtlich reagiert die Flamme nicht auf das Volum des Armes, sondern nur auf die Änderung desselben und zwar mit einem um so größeren Ausschlag, je rascher sie stattfindet. Die Volumänderungen sind aber ihrerseits bedingt durch die wechselnde Blutfülle des Arms, indem durch die Arterien bald mehr Blut einströmt, als in der gleichen Zeit durch die Venen abgeführt wird, bald weniger. Die Volumschwankungen sind demnach ein Maß für die positive oder negative Differenz zwischen der arteriellen und venösen Blutgeschwindigkeit, und da die Volumschwankungen wieder durch die Flammenhöhe zur Darstellung kommen, so läßt sich aus letzterer auch der Wechsel in der arteriellen Blutgeschwindigkeit erkennen. Das Tachogramm ist, wie schon der Name sagt, eine Geschwindigkeitskurve.

Änderungen der Geschwindigkeit finden periodisch mit jedem Pulse statt, da der Hauptschlag mehr Blut fördert, als die Venen zu gleicher Zeit abführen können. Diesem ersten Zeitabschnitt steht dann innerhalb der Pulsperiode ein zweiter gegenüber, in dem die arterielle Stromgeschwindigkeit kleiner ist als die venöse; denn nur unter dieser Voraussetzung ist die Erhaltung eines bestimmten mittleren Armvolums verständlich. Je größer das Schlagvolum desto größer wird im allgemeinen auch das Tachogramm sein.

Schreibt man von ein und derselben Arterie sowohl die periodischen Änderungen des Drucks, das Sphygmogramm, als die periodischen Änderungen der Geschwindigkeit, das Tachogramm, so erhält man wichtige Aufschlüsse über die Frage, ob die Pulswellen alle in gleicher oder in verschiedener Richtung fortschreiten. Laufen nämlich in einem elastischen Schlauche neben einer stationären Strömung noch Wellen ab — wobei nur solche berücksichtigt werden sollen, die mit Erweiterung des Schlauches (und Drucksteigerung) einhergehen, sog. Bergwellen, — so wird durch Wellen, die mit dem Strome laufen, die Geschwindigkeit vergrößert (zu dem Druckmaximum gesellt sich ein Geschwindigkeitsmaximum), während dem Strom entgegenlaufende Wellen die Geschwindigkeit vermindern (das Druckmaximum ist verbunden mit einem Geschwindigkeitsminimum).

In Figur 22 (S. 86) ist das Ergebnis einer solchen Übereinanderstellung von Druckkurven und Geschwindigkeitskurven der Arteria brachialis dargestellt. Man sieht die Hauptschläge in beiden Kurven zeitlich übereinstimmen, ebenso die Nebenschläge. Eine Verschiedenheit zeigt sich jedoch für die Zeit unmittelbar nach diesen Schlägen, insbesondere nach dem Hauptschlag, indem die Geschwindigkeitskurve sofort abfällt, ja sogar den tiefsten Stand in der ganzen Pulsperiode erreicht, während die Druckkurve hoch bleibt. Dieser hohe Druck bei gleichzeitiger minimaler Geschwindigkeit weist auf eine gegenläufige Welle hin, die der ersten stromläufigen

unmittelbar folgt und wohl nur von einer Reflexion in der Peripherie herrühren kann.

Durch den Nachweis einer Reflexion erklärt sich auch die Verschiedenheit der Druckkurven in den einzelnen Arterien, die nicht nur auf Rechnung der Reibung gesetzt werden kann. Die verschiedene zeitliche Lage des Nebenschlages im Verhältnis zum Hauptschlag, sowie der verschiedene Reichtum der einzelnen Arterien an Zwischenschlägen weist darauf hin, daß die reflektierten Wellen je nach der Länge der Arterienstrecke zu verschiedener Zeit am Herzen wieder anlangen und, dort neuerdings zurückgeworfen, wieder in die Peripherie hinausgehen, wobei eine der Konfiguration des Arteriensystems entsprechende äußerst verwickelte Interferenz stattfinden muß.

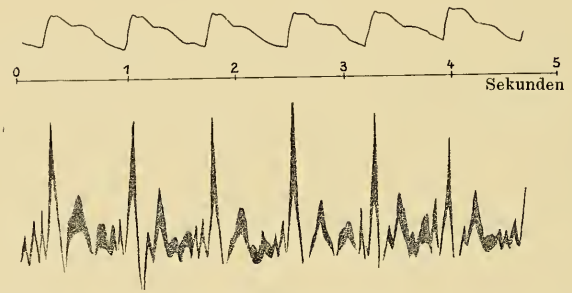


Fig. 22. Sphygmogramm (oben) und Tachogramm (unten) der Arteria brachialis. Nach v. Kries.

3. Zur Messung der Härte des Pulses bedient man sich endlich der als Sphygmomanometer bekannten Instrumente, unter denen das von Riva-Rocci angegebene das tauglichste sein dürfte. Es besteht aus einer doppelwandigen Manschette von luftdichtem, biegsamen aber möglichst wenig dehnbaren Stoff, die um die Mitte des Oberarms gelegt und mittelst eines Handgebläses aufgeblasen wird, bis der Puls in der Peripherie des Armes verschwindet. Ein Quecksilbermanometer mißt den hiezu nötigen Druck.

Es muß ausdrücklich konstatiert werden, daß durch dieses Verfahren ein anderer Druckwert bestimmt wird, als bei der gewöhnlichen manometrischen Messung. Die physiologischen Manometer messen entweder alle Werte, die der Blutdruck innerhalb einer gewissen Zeit durchläuft, oder sie messen bei genügender Trägheit den Mitteldruck. Der bei der Sphygmomanometrie gemessene Druck ist dagegen der größte innerhalb der Pulsperiode auftretende, denn solange überhaupt noch etwas von der Druckschwankung den Widerstand der komprimierenden Manschette durchbricht, kann auch der Puls in der Radialis noch gefühlt werden. Die

Druckwerte, die auf diesem Wege in der Art. brachialis normaler Menschen gefunden worden sind, bewegen sich zwischen den relativ hohen Werten von 100 und 160 mm. Hg. (vgl. H. Hensen, A. f. klin. Med. **67**, 1900, 436.)

Die Verteilung des Blutes im Körper.

An der Hand des oben beschriebenen Kreislaufmodells konnte gezeigt werden, daß bei Unterbrechung der Herztätigkeit die Verteilung des Blutes sich ändert, die Füllung der Arterien ab-, die der Venen zunimmt, kurz ein Zustand eintritt, welcher der in der Leiche gegebenen Verteilung zustrebt. Auf der anderen Seite ließ sich zeigen, daß bei Steigerung der Herztätigkeit, durch Vermehrung der Frequenz oder der Pulsgröße oder beider, die Verteilung des Blutes noch mehr zu gunsten der Arterien verschoben wird. In demselben Sinne wirkt eine Vergrößerung des Widerstandes gegen den Abfluß des Blutes aus den Arterien in die Venen, wobei es gleichgültig ist, ob der Widerstand durch Verengerung der kapillaren Strombahn oder durch erhöhte innere Reibung des Blutes zu stande kommt. Endlich kann auch durch die Schwere eine veränderte Verteilung des Blutes herbeigeführt werden. Alle diese Einflüsse gelten auch für den Kreislauf des lebenden Organismus.

Am wenigsten ist über Änderungen in der inneren Reibung des Blutes bekannt. Im allgemeinen steigt sie mit wachsender Zahl der Blutkörperchen in der Raumeinheit Blut, bezw. mit dem spezifischen Gewicht des Blutes, jedoch ohne Proportionalität der fraglichen Werte, (vgl. Hirsch und Beck, A. f. klin. Med. **69**, 1901, 503). Es ist ferner durch Hürthle und Burton-Opitz nachgewiesen, daß die innere Reibung durch die Ernährungsweise beeinflußt wird und zwar ist sie am niedrigsten bei Hunger, am höchsten bei Fleischnahrung. (A. g. P. **82**, 1900, 447.)

Änderungen der Herztätigkeit kommen auf verschiedene Weise zu Stande. Rein passiv kann sie z. B. vermindert werden, wenn der Zustrom venösen Blutes zum Herzen abnimmt. Pressungen der Lungenluft, wie sie durch kräftige Exspirationsbewegung bei verschlossener oder stark verengter Stimmritze erfolgen, ungünstige Körperlage und andere relativ geringfügige Hindernisse erschweren dem venösen Blute den Eintritt in den Brustraum und führen sekundär zu verringerter Füllung von Herz und Arteriensystem. Auf der anderen Seite wird durch vermehrten Zustrom des Venenblutes die Arbeit des Herzens und damit die Füllung der Arterien vergrössert, weil das Herz wie jeder Muskel durch vermehrte Spannung zu erhöhter Arbeitsleistung angespornt wird: sogenannte Reservekraft des Herzens (vgl. unten Teil 10).

Unmittelbar verändert wird die Herztätigkeit durch die Temperatur. Untersucht man das Herz eines Frosches nach der myographischen Methode, so sind die auffälligsten Veränderungen bei steigender Temperatur die Zunahme der Schlagzahl, die Verkleinerung der einzelnen Zuckung und ihr rascherer Ablauf. (Vgl. Tigerstedt, Physiologie des Kreislaufs, Leipzig 1893, 168.) Die erhöhte Frequenz des Pulses im Fieber hängt damit zusammen.

Außer durch die genannten, den Herzmuskel direkt berührenden Einwirkungen kann aber noch von den verschiedensten Orten des Körpers die Herztätigkeit beeinflußt werden, wobei Nervenbahnen die vermittelnde Rolle spielen.

Von allen Nervenwirkungen auf das Herz ist die des N. vagus am leichtesten zu zeigen und daher auch am frühesten gefunden worden. Im Jahre 1845 teilten die Brüder Weber mit, daß Reizung des Kopfmarkes oder der aus demselben entspringenden Vagi von einem Stillstand des Herzens gefolgt ist (Tigerstedt a. a. O. 229). Es ist außer Zweifel, daß es sich hier um die Wirkung von Nerven handelt, die im motorischen Kern des Vagus entspringen und durch den Halsstamm des N. vagus nach dem Herzen ziehen; sie leiten die Erregung in zentrifugaler Richtung. Durchschneidet oder unterbindet man nämlich den Halsvagus irgendwo zwischen Kopfmark und Herz, so läßt sich von dem peripheren Stumpfe die beschriebene Wirkung in unveränderter Weise erzielen; zu ihrem Zustandekommen ist die Mitwirkung zentraler Teile des Nervensystems nicht notwendig.

Der Reizerfolg ist verschieden, je nach der Stärke des Reizes. Schwache Reize bringen nur eine geringe Verminderung der Schlagzahl hervor; stärkere Reize führen zu einem völligen Stillstand des Herzens im schlaffen Zustand, wobei es sich durch das aus den Venen nachströmende Blut allmählich anfüllt. Alle wirksamen Vagusreizungen sind ferner aus leicht ersichtlichen Gründen von einer Senkung des arteriellen Blutdruckes begleitet, am stärksten bei Herzstillstand. Ein andauernder, d. h. bis zum Tode des Tieres währender Herzstillstand lässt sich durch Vagusreizung nicht erzielen; auch bei starker Reizung läßt schließlich die Wirkung des Nerven auf das Herz nach und es stellen sich wieder einzelne Pulse ein.

Die Wirkung des N. vagus auf das Herz wird nicht sofort bei Beginn der Reizung sichtbar; es vergehen immer eine bis zwei normale Kontraktionen bevor der charakteristische Erfolg einsetzt. Nach Aufhören des Reizes bleibt die Verminderung der Schlagfrequenz noch durch mehrere Sekunden bemerklich. Es handelt sich also um eine ziemlich träg verlaufende Reaktion.

Die genauere Untersuchung der Vaguswirkung namentlich mittelst des von Gaskell ausgebildeten myographischen Verfahrens ergibt, daß die

Frequenzminderung zwar der auffälligste aber nicht einzige Erfolg ist. Durch den Vagus wird auch die Erregbarkeit und Leistungsfähigkeit des Herzmuskels sowie die Kraft seiner Kontraktionen herabgesetzt. Bezeichnet man die Wirkungen nach dem Vorschlage Engelmanns (A. g. P. **62**, 1896, 555; A. f. P. 1900, 320), der sie in besonders eingehender Weise untersucht hat, als chronotrope, bathmotrope, dromotrope und inotrope, so sind dem Vagus in jeder Richtung abmindernde oder negative Änderungen zuzuschreiben. Man bezeichnet daher den Vagus kurzweg als den Hemmungsnerv oder Inhibitor des Herzens. Wie es scheint, tritt diese Vierheit von Wirkungen zwar häufig aber nicht notwendig gleichzeitig auf. Die Beobachtung, daß die inotrope Wirkung isoliert auftreten kann (Coats, Leipziger Ber. 1869, 360, Heidenhain A. g. P. **27**, 1882, 383) und namentlich der von F. B. Hofmann erbrachte Nachweis, daß der Kammer des Froschherzens durch die Scheidewandnerven nur inotrope, keine chronotropen Fasern zugeführt werden (A. g. P. **60**, 1895, 167), spricht entschieden für die Unabhängigkeit der einzelnen Funktionen.

Wie bereits oben erwähnt, sind die hemmenden Fasern des Vagus zu betrachten als Ausläufer des motorischen Vaguskernes. Ihre Betätigung wird daher unter normalen Umständen durch die Erregung dieses Kernes bedingt. Dieselbe kann entweder direkt entstehen infolge chemischer Veränderungen an Ort und Stelle, man könnte sie als autochthone Erregung bezeichnen, oder sie wird indirekt ausgelöst durch Erregungen, die aus anderen Nervenbahnen zuströmen. Gehören diese Bahnen zu zentripetalen oder sensiblen Nerven, so spricht man von einem Reflex. Autochthone Erregung des Vaguskernes tritt auf bei Blutleere des Gehirns, sowie in allen Fällen, in denen das arterielle Blut sich in seiner Zusammensetzung dem venösen nähert. Reflektorische Erregung des Vagus ist ausserordentlich häufig, sie kann durch beliebige zentripetale Nerven vermittelt werden, doch treten einige derselben in besonders innige Beziehungen zum Vaguskern. Zu diesen Nerven gehört der Trigeminus. In sehr lehrreicher Weise zeigt dies ein von Hering und Kratschmer (Wiener Ber. **62**, 1870, 147) beschriebener Versuch, der darin besteht, daß man einem Kaninchen etwas Chloroformdampf oder Tabakrauch in die Nase bläst. Beobachtet man dabei die Herztätigkeit, etwa mittelst einer Nadel, die durch die Brustwand eingestochen ist, so sieht man sofort nach der Einblasung Herzstillstand eintreten, der einige Zeit anhält. Man vgl. auch Tappeiner, A. e. P. **37**, 1896, 325.

Eine andere zentripetale Bahn, die auf den motorischen Vaguskern wirkt, gehört dem N. vagus selbst an und kommt aus dem Herzen. Sie kommt in Erregung, wenn die Muskelfasern des Herzens in ungewöhnlich starke Spannung geraten, gleichgültig, ob dies durch den reichlichen Zustrom von venösem Blut oder durch gesteigerte Widerstände in der arteriellen Strombahn bedingt ist.

Bei der Vielheit der Bedingungen, durch die der motorische Vaguskern in Tätigkeit gerät, ist es nicht verwunderlich, daß eine hemmende oder doch mäßigende Wirkung auf den Herzschlag nahezu beständig ausgeübt wird. In diesem Sinne wird die Erfahrung gedeutet, daß Durchschneidung der beiden Nn. vagi fast immer von einer dauernden Steigerung der Schlagfrequenz gefolgt ist. Man spricht daher von einem Vagustonus in Bezug auf das Herz.

Die Wirkung des Vagus auf das Herz wird durch Atropin aufgehoben. Reizt man den Vagus am atropinierten Tier, so erhält man statt Verlangsamung häufig Beschleunigung des Herzschlags. Man muß daher annehmen, daß vor der Vergiftung die beschleunigende Wirkung durch die hemmende unterdrückt worden ist. Mit größerer Sicherheit und unabhängig von hemmenden Wirkungen erhält man die Beschleunigung, wenn man die Nervenfäden reizt, die aus den obersten Brustnerven zum Sympathicus übertreten. Durch den Versuch läßt sich feststellen, daß sie durch das oberste Brustganglion hindurchgehen und in das Herzgeflecht eintreten. Ihre Reizung an beliebigen Orten ihres Verlaufs führt zu stets denselben Erfolgen.

Auch hier ist die Vermehrung der Schlagzahl nur das hervorstechendste Ergebnis; daneben geht einher Verstärkung und Verkürzung der Kontraktionen, also positive chrono-, ino- und dromotrope Wirkungen. Ob auch erhöhte Erregbarkeit, positive bathmotrope Wirkungen vorkommen, ist nicht bekannt. Man nennt diese Nerven nach ihrer beschleunigenden Wirkung Acceleratoren, besser aber nach einem Vorschlage Gaskells Augmentoren, da sie in mehr als einer Richtung die Tätigkeit des Herzens vergrößern (Textb. of Physiol. **2**, 1900, 216).

Der Reizerfolg tritt bei Reizung der Augmentoren noch langsamer auf als bei der des Vagus; auch ist die Nachdauer der Reizung eine sehr lange. Werden Vagus und Augmentor gleichzeitig gereizt, so überwiegt in der Regel ersterer. Da aber nach Aufhören des Reizes die Wirkung des Vagus rascher abklingt als die des Augmentors, so kommt dessen Nachwirkung schließlich noch zur Erscheinung.

Der Ursprung der Augmentoren liegt zweifellos im Brustmark. Damit steht nicht im Widerspruch, daß sie bei Reizung höher gelegener Abschnitte des Rückenmarks leicht in Tätigkeit geraten. Die Kerne werden eben, wie alle Kerne des Rückenmarks, von absteigenden Nervenbahnen beeinflußt. Nach J. E. Johansson (Sk. A. **5**, 1895, 20) und H. E. Hering (A. g. P. **60**, 1895, 429) ist die Pulsbeschleunigung, die als Begleiterscheinung willkürlicher Muskelanstrengung auftritt, hauptsächlich durch die Augmentoren vermittelt.

Das wichtigste Moment für die Verteilung des Blutes ist die veränderliche Wegsamkeit der Gefäße, bedingt durch die Anwesenheit

kontraktiler Elemente in ihren Wänden. Dieselben haben in den Arterien und Venen die Form glatter, ringartig um das Gefäß gelegter Muskelzellen, die besonders reichlich in den Arterien mittleren und kleineren Kalibers vertreten sind. Die experimentell schon vor längerer Zeit nachgewiesene Kontraktilität der Kapillaren (Roy, J. of P. **2**, 1879, 328) wurde bisher dem Protoplasma ihres Endothels zugeschrieben. Nach neueren Angaben besitzen auch sie muskulöse Elemente in Gestalt verästelter Zellen (S. Mayer, A. A. **21**, 1902, 442). Diese kontraktilen Elemente haben, wie alle glatten Muskelzellen, Neigung zu andauernder, sog. tonischer Kontraktion, die durch Kälte gesteigert, durch Wärme vermindert wird (vgl. Mac William, Proc. R. Soc. **70**, 1902, 109). Der Tonus wird ferner beeinflußt durch chemische Stoffe. Um nur einige der wirksamen Stoffe zu nennen, sei angeführt, daß Milchsäure (Gaskell, J. of P. **3**, 1880—82, 62) und Kohlensäure (Bayliss, J. of P. **26**, 1901, XXXII) die Gefäße erweitern, wenigstens beim Frosche, Nikotin und Nebennierenextrakt sie verengen und zwar auch an ausgeschnittenen Organen (Mosso, Leipz. Ber. 1874, 317; Oliver und Schaefer, J. of P. **18**, 1895, 230).

Die Gefäßmuskeln reagieren ferner auf Druckänderungen in der Weise, daß sie beim Sinken des Drucks erschlaffen, beim Steigen des Druckes sich stärker tonisch kontrahieren. (Bayliss, J. of P. **28**, 1902, 220). Mit der Gefäßerschlaffung in anämischen Bezirken dürfte auch die Tendenz zur Herstellung des kollateralen Kreislaufs zusammenhängen auf die Bier aufmerksam gemacht hat. (A. p. A. **147**, 1897. 256 und 444; **153**, 1898, 306 und 434).

Alle Mittel zur lokalen Änderung der Gefäßweite spielen in der ärztlichen Praxis eine große Rolle. Durch Kälte werden die Gefäße örtlich verengt, durch Wärme erweitert. Leichte mechanische Reize, Frottieren und Massage erweitern die Gefäße, während starke Reize zunächst zur Verengerung führen, die erst in zweiter Linie von einer langdauernden Erweiterung gefolgt ist. Unter den sehr wirksamen chemischen Mitteln zur Herbeiführung lokaler Hyperämie sei nur an Chloroform und Senföl erinnert.

Von großer Bedeutung ist der Einfluß der Nerven auf die Gefäße. Im Jahre 1851 beschrieb Claude Bernard (C. R. Soc. d. Biol. 1851, 163) die Erscheinungen, die einer Durchschneidung des sympathischen Grenzstranges am Halse folgen: Die Erweiterung der Gefäße des Ohres, des Auges und der benachbarten Hautflächen. Die Veränderungen halten durch Wochen hindurch an, überdauern also die Degeneration der durchschnittenen Nerven. Man kann die Erscheinungen kaum anders auffassen, als bedingt durch den Ausfall von beständig vorhandenen (tonischen) Erregungen um so mehr als sie durch

Reizung des kopfwärts gerichteten Stumpfes des durchschnittenen Nerven zum Verschwinden gebracht werden können; die Haut wird für die Dauer der Reizung blaß und kühl. Bei starker Reizung werden die Blutgefäße so stark verengt, daß in dem Ausbreitungsgebiet des Nerven der Kreislauf fast völlig stockt. Man nennt daher diese Nerven Gefäßverengerer oder Konstriktoren. Die der Durchschneidung folgende Lähmung der Gefäße ist keine vollständige, es bleiben die auf örtlichen Ursachen beruhenden Schwankungen der Gefäßweite bestehen, die am einfachsten als Ausdruck des wechselnden Tonus der kontraktilen Elemente gedeutet werden (vgl. Tigerstedt, Physiologie des Kreislaufs, Leipzig 1893, 538).

Seit jener Beobachtung von Cl. Bernard sind für eine große Zahl von Körperteilen, aber nicht für alle, Konstriktoren nachgewiesen worden. Am mächtigsten ist dieses Nervensystem entwickelt in der äußeren Haut und den Schleimhäuten, insbesondere der des Darmes, für welch letztere die Konstriktoren in den Nn. splanchnici verlaufen. Unbekannt oder fehlend sind Konstriktoren für die quergestreifte Muskulatur anscheinend mit Ausnahme des Herzens (Porter, Boston med. and surg. J. 1896), und für das Gehirn (vgl. Hill, Textb. of P. **2**, 1900, 141).

Alle Konstriktoren entspringen wie andere zentrifugalleitende Nerven aus der ventralen Hälfte des Rückenmarkgraues im Brust-, Lenden- und Sakralmark. Sie verlassen das Rückenmark durch die ventralen Wurzeln, trennen sich aber bald wieder von den spinalen Nerven, um durch die Rami communicantes in den sympathischen Grenzstrang überzutreten, in dessen Ganglien sie endigen (präganglionäre Fasern). Aus den Zellen dieser Ganglien entspringen dann Fasern zweiter Ordnung (postganglionäre Fasern) die auf verschiedenen Wegen zu den Blutgefäßen ziehen. (Langley, Textb. of P. **2**, 1900, 642).

Die Ursprungszellen der Konstriktoren können wohl unter besonderen Umständen in mehr oder weniger lokalisierter Weise in Tätigkeit geraten; in der Regel ist aber die Erregung über größere Gefäßgebiete ausgebreitet. Der Erregungsgrad in verschiedenen Gefäßgebieten ist indessen für gewöhnlich so abgestimmt, daß der Blutdruck annähernd konstant bleibt, oder doch nach jeder Störung wieder auf den normalen Wert zurückkehrt.

Verteilung und Ausbreitung der Erregung über das ganze Gebiet der Konstriktoren wird vermittelt durch ein Organ im oberen Teile des verlängerten Markes, das seiner Funktion wegen als Gefäßzentrum bezeichnet wird. Die Versuche zur genaueren Umgrenzung seiner Lage haben ergeben, daß es eine nicht unbeträchtliche Ausdehnung zu beiden Seiten der Mittellinie in der Gegend des Facialiskerns besitzt. Es ist, wie die Schnittführungen von Dittmar (Leipz. Ber. 1873, 460) ergeben haben, in den seitlichen und ventralen Teilen der Formatio reticularis zu suchen und entspricht wahrscheinlich dem Nucleus antero-lateralis von Clarke bezw. dem unteren Lateralkern Flechsigs. Es ist bekannt, daß dieser Kern,

wie überhaupt die Formatio reticularis durch lange, im Vorderseitenstrang liegende Bahnen mit dem Rückenmark in Verbindung steht, durch die eine Einwirkung auf die Ursprungszellen der Konstriktoren möglich ist.

Eine besondere Eigentümlichkeit dieser Bahnen besteht nun darin, daß sie sich anscheinend in beständiger sog. tonischer Erregung befinden. Dies wird gefolgert aus der Erfahrung, daß Durchschneidung der Bahnen in der Höhe des Halsmarkes zu einer Erschlaffung sämtlicher Gefäße führt. Hiebei sinkt der arterielle Blutdruck auf die Hälfte seines Wertes oder noch tiefer herab, und der Blutstrom wird entsprechend träge. Durch tetanisierende Wechselströme, die durch den distalen Stumpf des durchschnittenen Markes geleitet werden, kann der verlorene Tonus vorübergehend wiederhergestellt und der Blutdruck auf seine normale Höhe oder sogar weit über dieselbe gehoben werden. Die Reaktion tritt verhältnismäßig langsam ein und überdauert geraume Zeit den Reiz. Es hängt dies mit der trägen Reaktion der glatten Muskeln, möglicherweise aber auch damit zusammen, daß es sich hier vielleicht überhaupt nicht um eine direkte Übertragung der Erregung auf die Gefäßmuskeln handelt wie bei der Erregung eines Skelettmuskels, sondern um die Auslösung einer chemischen Veränderung in der Umgebung der Muskeln, durch die ihr natürlicher Tonus verstärkt wird.

Nach Abtrennung des Gefäßzentrums ist der Bewegungsapparat der Gefäße nicht völlig gelähmt. Die oben erwähnten Mittel zur Verstärkung des Muskeltonus, wie Kälte oder Nebennierenextrakt, verlieren dadurch nicht ihre Wirkung. Aber auch die Konstriktoren mit ihren Ursprungszellen sind nicht ganz außer Spiel gesetzt. Goltz fand, daß nach Durchschneidung des Rückenmarks an der Grenze zwischen Brust- und Lendenteil zwar zunächst alle Gefäße, die ihre Konstriktoren aus dem Lendenmark erhalten, erschlafften. Die Erscheinungen gingen aber in etwa 2 Wochen zurück, um neuerdings aufzutreten, als das isolierte Lendenmark zerstört wurde. Hier hatten also die Gefäßnerven des Lendenmarkes nach einiger Zeit einen selbständigen Tonus ausgebildet (A. g. P. 8, 1874, 485). Es ist ferner bekannt, daß unmittelbar nach einer Durchschneidung des Halsmarkes der gesunkene Blutdruck noch weiter herabgeht, wenn die als Gefäßnerven des Darmes schon oben erwähnten Nn. splanchnici durchtrennt werden. (Hill in Textb. of P. 2, 1900, 137).

Die Tätigkeit der Gefäßnerven ist somit abhängig von Erregungen, die in ihren Kernen (Ursprungszellen) oder im Gefäßzentrum auftreten. Dieselben können veranlaßt sein durch nervöse Impulse, die auf dem Wege zentripetaler Nerven eindringen (Gefäßreflexe), oder durch thermische oder chemische Änderungen in dem Zentralnervensystem (autochthone Erregung). Direkt oder autochthon wirken erregend Änderungen der Bluttemperatur, Blutleere sowie alle Veränderungen in der chemischen Zusammensetzung des Blutes, durch die es sich der venösen Beschaffenheit nähert.

Reflektorisch kann das Gefäßzentrum, sowie die ihm unterstehenden Rückenmarkszellen von den verschiedensten zentripetalen Nerven in Tätigkeit versetzt, bezw. die bereits vorhandene Erregung verstärkt oder herabgesetzt werden. Elektrische Reizung des zentralen Stumpfes eines durchschnittenen zentripetalen oder gemischten Nerven führt in der Regel zu einer Erhöhung des Blutdrucks, mit anderen Worten zu einer verstärkten Tätigkeit der Gefäßnerven.

Dieser Erfolg ist indessen nicht der einzig mögliche. Unter besonderen noch nicht näher angebbaren Bedingungen von jedem zentripetalen Nerven, von gewissen derselben vorwiegend oder ausschließlich, erhält man ein Sinken des Blutdrucks, das gewöhnlich als Hemmungswirkung auf die Gefäßnerven bezw. deren Zentrum aufgefaßt wird (s. u.). Der Nerv, der den letztgenannten Erfolg stets und mit Sicherheit hervorruft, ist ein als N. depressor bekannter Ast des N. vagus, dessen Ursprungszellen im Ganglion jugulare liegen, und dessen periphere Verzweigungen sich hauptsächlich in die Wand der Aorta einsenken. (Koester und Tschermak, A. f. A. 1902 Suppl.)

Bei dem Kaninchen und mehreren anderen Säugetieren läuft dieses Bündel zentripetaler Fasern auf kürzerer oder längerer Strecke getrennt vom Halsstamm des Vagus (Hill a. a. O. S. 59). Wird es durchschnitten und sein zentraler Stumpf gereizt, so erfolgt ein starkes Sinken des Blutdruckes, das solange anhält als die Erregung des Nerven dauert. Dasselbe ist hauptsächlich durch Erweiterung der Gefäße in den Baucheingeweiden bedingt. Werden letztere ausgeschaltet, so ist die Wirkung einer Depressorreizung gering (Bayliss, J. of P. **28**, 1902, 289).

Durch Versuche von Koester und Tschermak (A. g. P. **93**, 1903, 24) ist nachgewiesen, daß Drucksteigerung in der Aorta zur Erregung des N. depressor führt. Man betrachtet den durch den N. depressor vermittelten Gefäßreflex mit Recht als eine regulatorische Einrichtung, durch die einer übermäßigen Beanspruchung des Herzens und der Arterien vorgebeugt wird. Wie es scheint, gehen auch von den peripheren Arterien zentripetale Nerven aus, die depressorische Reflexe herbeiführen können. (Heger, Festschrift für C. Ludwig, Leipzig 1887, 193).

Bald nach Entdeckung der zentrifugalen Nerven, durch die der Tonus der Gefäßmuskeln gesteigert wird, fand man andere, ebenfalls zentrifugale, die den Tonus der Gefäße herabsetzen. Die erste derartige Nachricht stammt von Schiff (Vgl. Tigerstedt, Kreislauf, Leipzig 1893, 472). Er beobachtete an einem Kaninchen mit durchschnittenem Halssympathikus, daß beim Erröten das Ohr, dessen Nerven unversehrt waren, stärker hyperämisch wurde als es das Ohr mit dem durchschnittenen Nerven bereits war und schloß daraus, daß auf der operierten Seite nur

die der Lähmung der Konstriktoren entsprechende Blutfülle vorhanden sei, auf der gesunden Seite aber eine aktive Erweiterung der Gefäße.

Diese Vermutung wurde dann im Jahre 1858 durch Claude Bernard glänzend bestätigt (J. de la P. **1**, 237) indem er in der Chorda tympani einen Nerven fand, dessen Reizung die Gefäße der Unterkieferspeicheldrüse derart erweiterte, daß das Blut hellrot und pulsierend in der Vene erschien. Einen anderen gefäßerweiternden Nerven fand dann Eckhard (Beiträge z. A. u. P. **3**, 1863, 123) in dem aus dem Sakralgeflecht entspringenden N. pelvicus s. erigens, der die Arterien der Schwellkörper zur Erweiterung bringt. Das Vorkommen von gefäßerweiternden Nerven oder Vasodilatoren konnte damals in anderen Gefäßgebieten noch nicht festgestellt werden, da die Mittel fehlten, sie dort nachzuweisen, wo sie mit den Konstriktoren zusammen verlaufen. Die Trennung gelang zuerst Goltz (A. g. P. **9**, 1874, 184) durch den Kunstgriff, die Reizung des gemischten Nerven der Durchschneidung nicht unmittelbar, sondern erst nach einigen Tagen folgen zu lassen. Es setzt nämlich die der Durchschneidung folgende Degeneration bei den Dilatoren langsamer ein als bei den Konstriktoren. Später zeigten Heidenhain und Ostrumoff (A. g. P. **12**, 1876, 228), daß die Dilatoren gegen Wechselströme geringer Frequenz empfindlicher sind als die Konstriktoren (vgl. auch Bowditch und Warren, J. of P. **7**, 1886, 422). Endlich hat Bayliss auf die große Empfindlichkeit der Dilatoren gegen mechanische Reizung aufmerksam gemacht. (J. of P. **26**, 1901, 173.)

Durch diese Mittel konnte der Nachweis geführt werden, daß die Dilatoren ebenso weit verbreitet sind wie die Konstriktoren, so daß die Annahme zutreffen dürfte, daß alle Gefäßgebiete neben Verengerungsnerven auch Erweiterer besitzen.

Die Dilatoren sind durch verschiedene bemerkenswerte Eigentümlichkeiten ausgezeichnet. Obwohl zentrifugal wirkend, verlaufen sie, wie Stricker (Wiener Sitzungsber., **74**, III, 1876) zuerst beobachtete, durch die hinteren Rückenmarkswurzeln in die Peripherie hinaus. Bayliss hat dann gezeigt (J. of P. **26**, 1901, 173 und **28**, 1902, 276), daß diese Regel für die Dilatoren der Extremitäten und den größten Teil der Eingeweide gilt und daß die Spinalganglien als die Ursprungskerne zu betrachten sind. Auf diese merkwürdige Durchbrechung des Bellschen Gesetzes wird später noch einzugehen sein. Die fraglichen Nerven treten ferner nicht in den sympathischen Grenzstrang ein, sondern begeben sich mit den spinalen Nerven direkt zu ihrem peripheren Endigungsgebiet. Eine Ausnahme machen die Dilatoren für die Mundschleimhaut und einen Teil der Gesichtshaut, die durch die vorderen Wurzeln des Rückenmarkes und die Rami communicantes in den Sympathicus übertreten. Dastre und Morat (Système nerveux vaso-moteur, Paris, 1884, 125). Aus ihren

vorderen Wurzeln erhalten ferner eine Anzahl Gehirnnerven sowie der N. pelvicus (erigens) ihre nicht durch den Sympathicus gehenden Dilatoren.

Die Erregung der Dilatoren ist, wie schon oben bemerkt, nicht gleichzusetzen einer Aufhebung oder Schwächung des konstriktorischen Tonus. Dilatorenreizung geht über die Wirkung der Konstriktorendurchschneidung hinaus. Es handelt sich also um eine unmittelbare Wirkung auf die Gefäße. Am wahrscheinlichsten dürfte die Annahme sein, daß im Endgebiet der Dilatoren Stoffe entstehen, durch die der Tonus der Ringmuskeln geschwächt wird. In diesem Sinne spricht auch der sehr träge Eintritt des Erfolges und die auffallend lange Nachdauer eines Reizes.

Werden Konstriktoren und Dilatoren eines Gefäßgebietes gleichzeitig künstlich gereizt, so überwiegen zunächst die ersteren, doch kommt nach Schluß der Reizung die dilatorische Wirkung zum Durchbruch (v. Frey, Leipziger Arb. 1876, 89. Vgl. auch Anrep und Cybulski, Jahresber. f. A. u. P. 1884). Wie sich das Zusammenwirken der beiden Nerven unter dem Einflusse der natürlichen Reize gestaltet, ist noch nicht zu übersehen.

Es ist zu berücksichtigen, daß die oben beschriebene Gefäßerweiterung, die auf Durchschneidung des Rückenmarkes oder peripherer Nerven folgt, nicht nur auf eine Unterbrechung des konstriktorischen Tonus, sondern auch auf eine Reizung der Dilatoren bezogen werden kann. Die Erscheinungen sind oben im Sinne der ersteren Annahme dargestellt. Nach neueren Beobachtungen ist aber auch die zweite Möglichkeit nicht ausgeschlossen, für manche Fälle sogar sehr wahrscheinlich. Folgerichtig fällt dann die Annahme eines dauernden Tonus der Konstriktoren fort, und die Blutdrucksenkung bei Depressorenreizung wäre als eine primäre oder aktive Erschlaffung der Gefäße insbesondere im Gebiet der Splanchnici zu deuten; es müßte ferner dem Gefäßzentrum neben der pressorischen auch eine depressorische Funktion zugeschrieben werden. Es mag hier genügen, die gegenwärtig noch nicht entscheidbaren Fragen angedeutet zu haben. (Vgl. Biedl, A. g. P. **67**, 1897, 461; Bayliss, J. of P. **28**, 1902, 286).

Überblickt man die Leistung der Gefäßnerven im ganzen, so ist hervorzuheben, daß nur durch ihre Tätigkeit das normale Druckgefälle innerhalb des Kreislaufes und die richtige Verteilung des Blutes trotz aller störenden Einflüsse durch das ganze Leben im wesentlichen erhalten bleibt.

Störende Änderungen in der Weite großer Gefäßgebiete finden namentlich statt durch die Schwere, durch die Außentemperatur und durch chemische Substanzen, die sich infolge der Tätigkeit der Zellen im Blute oder in den Geweben anhäufen.

Die Schwere hat zur Folge, daß das Blut sich in den abhängigen Körperteilen anhäuft; diese werden blutreich, die andern blutarm. Besonders auffällig werden die Erscheinungen, wenn das Blut durch die Schwere in jenes Gefäßgebiet gedrängt wird, das von allen die größte Kapazität

besitzt, in das Gefäßgebiet des Darms. Aufrechte Körperstellung würde daher in kurzer Zeit zu einer Anämie der oberen Körperhälfte führen, wenn nicht das Gefäßzentrum durch verstärkte Innervation der abhängigen Körperabschnitte eine Ausgleichung herbeiführen würde. Daß dies in der Tat eine Leistung des Gefäßzentrums ist, wird bewiesen durch den Verlust dieser Kompensation und entsprechendes Sinken des Blutdrucks, sobald die Tätigkeit des Zentrums ausgeschaltet wird. In diesem Sinne wirkt eine Durchtrennung des Halsmarkes oder der Splanchnici, tiefe Narkose besonders mit Chloroform u. dgl. m. (vgl. L. Hill, J. of P. **18**, 1895, 15 u. **21**, 1897, 323). Jede Änderung der Körperstellung ist demnach verbunden mit einer Änderung in der Innervation der Gefäßnerven mit dem Erfolge, die gleichmäßige Verteilung des Blutes und die Erhaltung des normalen Blutdrucks zu gewährleisten.

Ähnliche Aufgaben liegen vor, wenn durch gesteigerte Tätigkeit großer Abschnitte des Körpers, wie z. B. der Muskeln, diese Organe blutreich werden, ein Vorgang, der vielleicht mit einer durch die Stoffwechselprodukte bedingten Erweiterung der Gefäße zusammenhängt. Auch hier muß anderwärts Verengerung eintreten, da die Erfahrung gelehrt hat, daß der Blutdruck statt zu sinken, konstant bleibt oder sogar steigt und daher durch die tätigen Muskeln eine sehr lebhafte Blutströmung stattfindet. Wahrscheinlich handelt es sich hier wieder um eine kompensierende Innervation der Darmgefäße. Eine ähnliche und nicht minder wichtige Rolle spielt das Gefäßzentrum bei der Wärmeregulation der homoiothermen Tiere, wovon noch später die Rede sein wird.

Die Lymphe.

Nach den Bestimmungen v. Bischoffs, Volkmanns u. a. (Vierordt, Tabellen, Jena 1893, 249) besteht der menschliche Körper zu etwa $^2/_3$ aus Wasser. Auf ein Individuum von 66 kgr Gewicht kommen demnach 44 kgr Wasser. Ein relativ geringer Teil dieses Wassers befindet sich im Blute, das bei einem Gesamtgewicht von etwa 5 kgr rund 4 kgr Wasser enthält. Über den Verbleib des Restes (annähernd $^{10}/_{11}$ der ganzen Wassermenge, dem Gewichte nach rund 40 kgr) läßt sich folgendes aussagen: Die vermutlich größere Hälfte desselben befindet sich innerhalb der Zellen und den von letzteren gebildeten Stützsubstanzen teils als Lösungs-, teils als Quellungswasser (vgl. Overton, A. g. P. **92**, 1902, 139). Die kleinere Hälfte findet sich zwischen den Zellen als Gewebssaft oder Lymphe. Genauere quantitative Angaben über die Verteilung des Wassers auf die verschiedenen Lösungen und Phasen lassen sich gegenwärtig nicht machen.

Es ist in einer früheren Vorlesung besprochen worden, daß jede Verschiedenheit des osmotischen Druckes in den Blutkörperchen und außerhalb derselben zu einer Wanderung von Wasser in der einen oder anderen Richtung führt; es ist ferner darauf hingewiesen worden, daß für eine große Zahl wasserlöslicher, namentlich organischer Stoffe ein Ausgleich der Konzentration auf dem Wege der Diffusion in die Zelle oder aus derselben heraus möglich ist. Alle die dort aufgestellten Regeln gelten ebenso für den Verkehr zwischen den Gewebszellen und der Lymphe, wie von Overton durch zahlreiche Versuche an verschiedenen Zellenarten sichergestellt ist.

Auch zwischen Blut und Lymphe findet ein Austausch von Wasser und gelösten Substanzen statt, denn es verschwinden nicht nur große in das Blut eingeführte Flüssigkeitsmengen in kurzer Zeit aus dem Kreislauf, bevor eine nennenswerte Ausscheidung durch die Nieren stattgefunden hat, sondern es ergänzt sich auch das Blut nach jedem Aderlaß aus den in den Geweben vorrätigen Flüssigkeitsmengen, wie schon S. 37 erwähnt worden ist.

Um den Tauschverkehr zwischen Blut und Lymphe genauer festzustellen, ist es nötig, die Lymphe zu sammeln, ihre Zusammensetzung unter gewöhnlichen Verhältnissen zu untersuchen und zu beobachten, welche Veränderungen eintreten, wenn Eingriffe in den Kreislauf geschehen.

Zur Gewinnung größerer Lymphmengen legt man eine Kanüle in den Milchbrustgang, indem man ihn an der linken Halsseite in dem von der Vena subclavia und jugularis gebildeten Winkel aufsucht. Die Operation muß wegen der Kleinheit und Zartheit des Ganges sehr sorgfältig ausgeführt werden. Man erhält aus der Fistel eine farblose oder schwach gelblich bis rötlich gefärbte Flüssigkeit, deren Beschaffenheit und Menge je nach der Ernährungsweise des Tieres sich ändert. Am nüchternen Tier fließt sie klar und spärlich, am verdauenden Tier mehr oder weniger milchig getrübt und reichlicher. Bei sehr fetter Kost fließt sie am reichlichsten, schneeweiß und undurchsichtig. Die Lymphe gerinnt, wie Blut, spontan aber langsamer als dieses zu einer lockeren gelatinösen Masse; die geringe dabei gebildete Fibrinmenge kann durch Abpressen des Gerinnsels oder durch Schlagen der Lymphe isoliert werden und zeigt die Eigenschaften des Blutfibrins. Die zurückbleibende Flüssigkeit wird als Lymphserum bezeichnet. Die Trübung der Verdauungslymphe rührt nur von Fett her. Dies wird bewiesen durch Ausschütteln des Lymphserums mit Äther, wobei das Fett von dem Äther aufgenommen wird und das Lymphserum als klare Flüssigkeit zurückbleibt.

Das Lymphserum stellt eine schwach alkalische Lösung derselben Stoffe dar, die bereits oben als Bestandteile des Blutserums aufgezählt worden sind. Die Konzentration der Salze, des Zuckers und der anderen in geringer Menge vorhandenen organischen Körper ist merklich die

gleiche wie im Blutserum, mit Ausnahme des Harnstoffs, dessen Konzentration in der Lymphe etwas höher sein soll (Wurtz, C. R. **49**); dagegen ist die Konzentration der Eiweißkörper (vorwiegend Serumglobulin und Serumalbumin) geringer als im Blutserum. An morphologischen Bestandteilen enthält die Lymphe stets eine kleine Zahl sog. Lymphkörperchen, die mit der oben als Lymphocyten beschriebenen Form von weißen Blutkörperchen identisch sind. Bei rötlicher Färbung finden sich in der Lymphe spärliche Erythrocyten.

Die Lymphmenge beträgt bei Hunden nur wenige cm^3 in der Stunde. Für den Menschen liegen Beobachtungen von Munk und Rosenstein (A. f. P. 1890, 376 u. 581, A. f. p. A. **123**) an einer Patientin mit Lymphfistel vor, nach welchen die 24stündige Menge etwa 2 Liter betragen dürfte.

Die aus dem Milchbrustgang gesammelte Flüssigkeit enthält die aus den unteren Extremitäten, aus den Baucheingeweiden und der linken Hälfte des Brustraumes zusammenströmende Lymphe. Um zu erfahren, ob die Zusammensetzung der Lymphe an all diesen Orten die gleiche ist, muß man sie aus den einzelnen Gebieten gesondert auffangen. Setzt man Kanülen in Lymphgefäße der Extremitäten, so findet man für gewöhnlich eine Absonderung nur solange, als das Glied aktiv oder passiv in Bewegung ist; die Lymphmenge ist stets gering, die Lymphe am verdauenden wie am nüchternen Tiere klar, d. h. fettfrei. Bei völliger Muskelruhe, z. B. in tiefer Narkose stammt somit die aus dem Milchbrustgang gesammelte Lymphe im wesentlichen nur aus den Baucheingeweiden, denn, wie Starling gezeigt hat (Lancet, May, 1896), kommt die von den Organen der Brusthöhle gebildete Lymphmenge nicht in Betracht. Die Lymphe der Bauchhöhle ist aber selbst wieder zusammengesetzt aus der eiweißreichen, fettfreien Leberlymphe und der eiweißärmeren, mehr oder weniger fetthaltigen Darmlymphe; letztere wird als Chylus bezeichnet.

Durch eine große Zahl von operativen und experimentellen Eingriffen kann die Lymphabsonderung vergrößert oder vermindert werden; als solche sind zu nennen:

1. Erhöhung des Kapillardruckes vermehrt die Lymphabsonderung. In diesem Sinne wirkt lokale Gefäßerweiterung, namentlich aber venöse Stauung. Der Zusammenhang zwischen venöser Stauung und Ödem deutet in derselben Richtung. Die Wirkung venöser Stauung ist in den einzelnen Lymphgebieten sehr verschieden. An den Extremitäten bleibt die Unterbindung einzelner Venen wirkungslos; erst nach Verschluß aller venösen Gefäße kommt es zu Ödem. Die Vermehrung des Lymphstroms ist dabei gering in den Extremitäten, größer im Darm, am größten in der Leber, deren Lymphabsonderung nach Verschluß der Vena cava inferior auf das 10- bis 20fache steigt.

Eine sehr starke Vermehrung der Lymphabsonderung erhält man nach Einführung von indifferenten und isotonischen Lösungen in das Blut; sie kann auf das 50- und selbst 100fache emporgetrieben werden. Fremde in das Blut eingeführte Substanzen, Salze, Farbstoffe u. dgl. erscheinen in kurzer Zeit in der Lymphe. Das Blut gibt also seinen Überschuss an Flüssigkeit an die Gewebe ab, wobei die Erhöhung des Kapillardruckes eine Rolle spielt. Anderseits wird nach einem Aderlaß das fehlende Blutvolum sehr bald durch die in die Blutgefäße zurücktretende Lymphe ersetzt und dadurch der normale Blutdruck wieder hergestellt.

2. Alle Eingriffe, welche die Durchlässigkeit der Gefäße steigern, vermehren die Lymphabsonderung. Hierher gehören viele Gewebsextrakte, die unter dem Namen Pepton käuflichen Produkte der Eiweißverdauung, Curare, Schlangengift und viele andere Substanzen, die von Heidenhain als Lymphagoga erster Klasse bezeichnet worden sind (A. g. P. **49**, 1891, 239). Dieselben schädigen, in das Blut gebracht, die Gefäßwand, machen sie durchlässiger und führen zu vermehrter Lymphbildung. Die gleiche Wirkung kann durch thermische Schädigung der Gewebe erzielt werden (E. H. Starling in Lancet, May, 1896).

3. Der mit der Tätigkeit gewisser Organe einhergehende erhöhte Stoffwechsel ist mit einer vermehrten Lymphbildung verknüpft (vgl. Asher und Barbera, Z. f. B. **36**, 1898, 154); dieselbe ist nachweislich unabhängig von der etwa gleichzeitig auftretenden Gefäßerweiterung. (Bainbridge, J. of P. **26**, 1900, 79 u. **28**, 1902, 203).

Die erwähnten Erfahrungen machen folgende Vorstellung über die Entstehung der Lymphe wahrscheinlich: Unter dem in den Kapillaren herrschenden Drucke filtriert ein Teil des Blutes durch die Gefäßwände. Das Filtrat ist unter normalen Umständen frei von Erythrocyten und ärmer an Eiweiß als das Plasma, enthält aber die übrigen im Plasma gelösten Stoffe in gleicher Konzentration. Ähnliche Erscheinungen sind bei der Filtration von Eiweißlösungen durch künstliche Filter zu beobachten. Der Eiweißgehalt der Lymphe hängt demnach von der Durchlässigkeit der Gefäße ab. Nach den anatomischen Erfahrungen sind die Kapillaren der Leber poröser als die irgend eines anderen Organs. (Mall, Proc. Assoc. Amer. Anatom. 1900, 185) und damit steht in bester Übereinstimmung, daß die Leberlymphe fast so eiweißreich ist wie das Blut. Werden die Kapillaren eines Gewebes durch Vergiftung oder Überhitzung durchgängiger, so wird die Lymphe reichlicher und mit größerem Eiweißgehalt gebildet. Dabei steigt der Flüssigkeitsdruck in dem Gewebe zuweilen bis zur Entstehung von Ödem. Unter solchen Umständen kann auch in den Extremitäten ein Lymphstrom ohne Muskelbewegung sich einstellen, das Druckgefälle in den Lymphbahnen somit groß genug werden, um die Reibungswiderstände zu überwinden.

In der Norm steigt dagegen der Druck der Lymphe in den Geweben, der sog. Gewebsdruck oder Turgor, nicht bis zur Höhe des Kapillardruckes, sondern nur auf $^1/_2$ bis $^3/_4$ dieses Wertes (vgl. Landerer, die Gewebsspannung, Leipzig 1884); es muß demnach eine dem Filtrationsdruck entgegenwirkende Kraft vorhanden sein, die das Ansteigen des Gewebsdruckes über die genannten Werte verhindert und diese Kraft ist, wie Starling (J. of P. **19**, 1896, 321) wahrscheinlich gemacht hat, in einer osmotischen Druckdifferenz zu suchen. Dieselbe kann allerdings nicht auf Rechnung der kristalloiden Bestandteile der Lymphe bezw. des Blutes gesetzt werden, weil diese in beiden Flüssigkeiten in gleicher Konzentration vorhanden sind oder doch durch Diffusion sehr bald ihre Ausgleichung finden. Dagegen besitzt das Blut entsprechend seinem größeren Eiweißgehalt einen höheren osmotischen Druck als die Lymphe, der für sich allein wirkend einen Rücktritt der Lymphe in das Blut zur Folge haben würde. Der osmotische Druck des gesamten Serumeiweißes beträgt nach Starling etwa 40 mm Quecksilber $= {}^1/_{20}$ Atm., ist also von derselben Größe wie der Kapillardruck. Daraus folgt, daß der Austritt einer Lymphe von dem halben Eiweißgehalt des Plasmas aufhören muß, sobald der Gewebsdruck die halbe Höhe des Kapillardruckes erreicht hat. In diesem Augenblicke halten sich die hydrostatische Druckdifferenz, durch welche die Flüssigkeit aus dem Blute filtriert und die osmotische Druckdifferenz, durch die das Filtrat wieder resorbiert wird, das Gleichgewicht. Es versteht sich nun von selbst, daß Steigen des Kapillardruckes zur Filtration, Sinken desselben zum Rücktritt von Lymphe führen muß. Für jede Höhe des Kapillardruckes wird sich ein Gleichgewicht zwischen Lymphbildung und Resorption einstellen, das solange erhalten bleibt, als die Kapillarwände ihre Durchlässigkeit nicht verändern.

Für den Verkehr zwischen Lymphe und Gewebszellen kommen dagegen nicht hydrostatische, sondern nur osmotische Druckdifferenzen in Frage, sofern es sich nicht um Stoffe handelt, die in das Protoplasma eindringen können; in letzterem Falle wird durch Diffusion allmählich ein Ausgleich der Konzentrationen bewirkt, der allerdings dadurch modifiziert werden kann, daß die einzelnen Bestandteile der Zellen ein verschiedenes Lösungsvermögen für die betreffenden Stoffe besitzen.

Aus den vorstehenden Erörterungen folgt, daß die Fähigkeit des Wassers und vieler in demselben gelösten Stoffe die tierischen Membranen zu durchsetzen und in die Zellen einzudringen dahin strebt, irgendwelche im Körper auftretenden Konzentrationsunterschiede auszugleichen. Der Ausgleich wird durch die Bewegung der Lymphe und die ungleich raschere des Blutes mächtig gefördert.

Die Bewegung der Lymphe geschieht hauptsächlich durch accessorische Kräfte d. h. durch solche, die nicht in den Wänden der Lymphgefäße entstehen. Ob die in ihnen vorhandenen glatten Muskel-

fasern durch rhythmische Kontraktionen an der Fortbewegung des Inhaltes Anteil nehmen, ist noch nicht sichergestellt. In den Extremitäten sind es, wie schon besprochen wurde, die Skelettmuskeln, die bei ihrer Kontraktion die Lymphe vorwärts treiben; ferner sind in den Fascien, Gelenkbändern, Sehnen und anderen bindegewebigen Strukturen die Faserbündel so geordnet, daß sie bei aktiver wie passiver Bewegung bald eine drückende bald saugende Wirkung auf die Lymphgefäße entfalten. Daß alle diese Kräfte die Lymphe stets nur in einer Richtung bewegen, ist den Klappen zuzuschreiben, die sich in den Lymphgefäßen sehr zahlreich vorfinden. Bei vielen Tieren wird die Bewegung der Lymphe durch automatisch schlagende Lymphherzen gefördert, deren Wände quergestreifte Muskelfasern enthalten. Rhythmische Bewegungsimpulse auf die Lymphe erfolgen ferner durch die Atem- und Pulsbewegungen. Letzteres namentlich dort, wo Lymphgefäße dicht an Arterien entlang ziehen, wie z. B. der Milchbrustgang an der Aorta u. dgl. m.

In den Weg der Lymphbahnen sind zahlreiche Lymphdrüsen eingeschaltet, kleine bohnenförmige Gebilde, die als Entwickelungstätten von Lymphocyten betrachtet werden. Nach Unterbindung der zuführenden Lymphgefäße zeigen sie Erscheinungen der Degeneration (Koeppe, A. f. P. 1890 Suppl. 174).

Eine sehr wichtige Funktion der Lymphdrüsen besteht darin, daß sie durch die Lymphe ihnen zugeführte unlösliche Stoffe und vielleicht auch lösliche zurückhalten. Erfahrungsgemäß findet die Ausbreitung einer Infektion vielfach an den Lymphdrüsen eine Schranke.

Fünfter Teil.

Atmung.

Zu den Substanzen, für welche die Gefäßwände und Gewebszellen durchgängig sind, gehören die im Blute vorhandenen Gase. Es findet daher beständig eine dem Ausgleich der Konzentrationen dienende Diffusionsbewegung statt, welche als Atmung bezeichnet wird.

Gase können im Wasser auf dreierlei Art enthalten sein:

1. in Form einer Emulsion oder Suspension,
2. in Lösung,
3. in chemischer Bindung.

Eine Suspension oder Emulsion liegt vor, wenn das Gas in Form von Bläschen bezw. als Schaum enthalten ist. Gasblasen kommen im Blute normalerweise nicht vor. Nach raschen Herabsetzungen des Luftdrucks (Kaissonarbeiter), nach Öffnung einer großen Vene und unter anderen Umständen treten sie aber im Blute auf und werden durch Verstopfung der Gefäße gefährlich. Gelöste und gebundene Gase finden sich dagegen regelmäßig im Blute. Mit diesen beiden Formen der Aufnahme hat sich demnach die physiologische Untersuchung allein zu befassen.

Sowie es keinen festen Körper gibt, der im Wasser nicht, wenigstens spurweise, löslich wäre, so gibt es auch kein im Wasser unlösliches Gas. Die Löslichkeit ist aber für die einzelnen Gase eine sehr verschiedene; sie ändert sich ferner mit dem Drucke und der Temperatur. Eine weitere Analogie mit der Lösung fester Körper besteht darin, daß das Gas nach der Lösung als solches nicht mehr existiert. Gas und Wasser bilden dann zusammen eine homogene Flüssigkeit, deren Eigenschaften von jeder der beiden Komponenten abweicht. Die Vorstellung, daß in dem Wasser die Molekule des Gases noch enthalten sind, soll nur die Tatsache verständlich machen, daß aus der Lösung das Gas wieder mit seinen ursprünglichen Eigenschaften gewonnen werden kann. Gelöste Gase haben stets das Bestreben, aus der Flüssigkeit wieder zu entweichen, wenn nicht ein ent-

sprechender Gegendruck von seiten des ungelösten Gases hergestellt wird. In der Sprache der Molekularphysik heißt dies, daß eine konstante Gaskonzentration in der Flüssigkeit nur dann aufrecht erhalten werden kann, wenn in der Zeiteinheit ebensoviele Gasmoleküle in die Flüssigkeit eintreten, als aus derselben entweichen. Damit ist zugleich gesagt, daß dieser Gegendruck nur dann wirksam sein kann, wenn er geleistet wird von jenem Gase, dessen Konzentration konstant bleiben soll. Sind neben dem fraglichen Gase noch andere vorhanden, so muß der auf das fragliche Gas entfallende Anteil des Gesamtdruckes (Teildruck oder Partialdruck) dem Drucke des aus der Lösung entweichenden Gases das Gleichgewicht halten.

Zur Bestimmung der Löslichkeit eines Gases in Wasser bringt man über das vorher ausgekochte, also gasfreie, Wasser das zu lösende Gas, sorgt durch längeres Schütteln für die innige Berührung beider und beobachtet dann entweder die Druckänderung bei konstantem Volum oder die Volumänderung bei konstantem Druck. Der vorliegende Apparat Fig. 23 gestattet Messungen nach der letzteren Methode. Man füllt die in cm³ geteilte Röhre A mit Sauerstoff, das Gefäß B (Rauminhalt 163 cm³) mit ausgekochtem Wasser und läßt dann von diesem unter Nachströmen von Sauerstoff 13 cm³ ablaufen, indem man gleichzeitig durch Heben des Rohres C dafür sorgt, daß der Sauerstoff stets unter gleichem Druck bleibt. In dem Gefäß befinden sich dann 150 cm³ Wasser und 13 cm³ Sauerstoff; wird geschüttelt, so sinkt der Druck in A zum Zeichen, daß Sauerstoff vom Wasser aufgenommen worden ist. Indem man den Druck wieder auf den atmosphärischen bringt, erfährt man das aus A verschwundene Gasvolum. Nach wiederholtem Schütteln und Ausgleichen des Druckes findet man schließlich, daß bei dem herrschenden Barometerdruck von 74 cm Quecksilber und der Temperatur von 20° C. von den 150 cm³ Wasser 5,1 cm³ Sauerstoff gelöst worden sind, von 100 Wasser demnach 3,4.

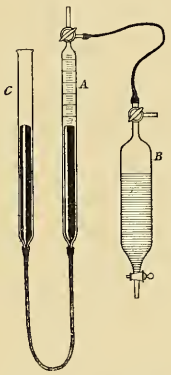


Fig. 23. Absorptiometer nach W. Ostwald.

Verwendet man zu dem Versuche statt Sauerstoff Kohlensäure, so ist das Verschwinden dieses Gases in Wasser viel auffälliger und die Messung ergibt, daß in 150 cm³ Wasser 145 cm³ Kohlensäure unter den oben genannten Werten des Druckes und der Temperatur aufgenommen werden, von 100 Wasser somit nahezu 97.

Die Volumina der gelösten Gasmengen, die bei der zur Beobachtungszeit zufällig herrschenden Temperatur gemessen sind, werden nach dem Vorschlage von Bunsen für die Temperatur von 0° umgerechnet. Nach Gay-Lussac nimmt ein Gas von der Temperatur des schmelzenden

Eises für jeden Grad Temperatursteigerung um $^1/_{273}$ seines Anfangsvolums zu. Man erhält demnach das gesuchte Volum V_0 des Sauerstoffes aus der Proportion $V_0 : 3{,}4 = 273 : 273 + 20$, nach welcher

$$V_0 = 3{,}4 \text{ cm}^3 \times \frac{273}{273 + 20} = 3{,}2 \text{ cm}^3.$$

Gleicherweise findet man das Normalvolum der Kohlensäure

$$97 \text{ cm}^3 \times \frac{273}{273 + 20} = 90 \text{ cm}^3.$$

Das Ergebnis des Absorptions- oder Lösungsversuches kann wie folgt ausgedrückt werden: Kommt reines Wasser bei einer Temperatur von 20° C. mit reinem Sauerstoff bezw. reiner Kohlensäure in Berührung, so wird die Volumeinheit des Wassers von diesen Gasen aufnehmen:

von dem Sauerstoff	0,032 cm³
von der Kohlensäure	0,901 „

(die beiden Gasvolumina auf 0° reduziert gedacht). Man nennt diese die Konzentration der Gase im Wasser anzeigenden Zahlen die Absorptionskoëffizienten des Wassers für die betreffenden Gase.

Der Absorptions-Koëffizient des Wassers für Stickstoff ist bei 20° 0,016.

Alle Absorptions-Koëffizienten wachsen mit sinkender und nehmen ab mit steigender Temperatur. Darauf beruht das Auftreten von Gasblasen im Wasser, das erwärmt wird. Besonders wichtig in physiologischer Hinsicht sind die Absorptions-Koëffizienten der drei genannten Gase für die Körpertemperatur von 37,5°. Sie betragen für

Kohlensäure	0,56
Sauerstoff	0,024
Stickstoff	0,012.

Bekanntlich ist es üblich, gemessene Gasvolumina nicht nur auf die Temperatur von 0°, sondern auch auf den normalen Barometerdruck von 76 cm Quecksilber zu reduzieren, um sich von den örtlichen und zeitlichen Schwankungen des Barometers unabhängig zu machen. Es hätte daher das oben gefundene, auf 0° reduzierte Volum von 3,2 cm³ Sauerstoff (pro 100 Wasser) das bei einem Barometerstande von 74 cm gemessen wurde, durch Multiplikation mit dem Bruche $^{74}/_{76}$ in das (kleinere) Volum bei Normaldruck umgerechnet werden sollen. Wird aber, wie es tatsächlich geschieht, der Absorptions-Koëffizient definiert als jenes (auf 0° reduzierte) Gasvolum, das bei der Beobachtungstemperatur und dem Normaldruck von der Volumeinheit Wasser aufgenommen wird, so müßten die oben gefundenen Werte noch eine weitere Korrektur erfahren, indem bei dem höheren Druck von 76 cm Hg. auch etwas mehr Gas aufgenommen wird als bei 74 cm. Die Korrektur ergibt sich aus dem von Henry (1805) aufgefundenen Gesetz, das dahin lautet, daß die aufgenommenen Gasvolumina den Drücken

proportional sind. Um also aus der bei 74 cm Quecksilber beobachteten Gasaufnahme die bei 76 cm zu berechnen, hat man mit $^{76}/_{74}$ zu multiplizieren. Die Ausführung beider Korrekturen,

$$3{,}2 \text{ cm}^3 \times \frac{74}{76} \times \frac{76}{74} = 3{,}2 \text{ cm}^3,$$

läßt den gefundenen Wert unverändert, woraus folgt, daß ein mit einem reinen Gase ausgeführter Absorptionsversuch nach geschehener Temperaturkorrektion ohne weiteres den Absorptions-Koëffizienten für die beobachtete Temperatur ergibt, gleichgiltig, welcher Druck in Anwendung kam.

Es erhebt sich nun die Frage, wieviel von den drei Gasen im Blute gelöst sein kann. Das arterielle Blut hat in der Lunge in Druckausgleich gestanden mit einem Gasgemenge, das ungefähr zu 6 % aus Wasserdampf, zu 75 % aus Stickstoff, zu 15 % aus Sauerstoff und zu 4 % aus Kohlensäure besteht. Angenommen, der Druck der Lungenluft sei 76 cm Hg., so entfallen auf Stickstoff, Sauerstoff und Kohlensäure bezw. $^3/_4$, $^1/_7$ und $^1/_{25}$ Atmosphäre. 100 cm³ Blut mit 80 cm³ Wasser werden daher, wenn sie sich mit diesen Teildrücken ins Gleichgewicht gesetzt haben, enthalten:

Kohlensäure $56 \text{ cm}^3 \times \frac{80}{100} \times \frac{1}{25} = 1{,}8 \text{ cm}^3$

Sauerstoff $2{,}4 \text{ cm}^3 \times \frac{80}{100} \times \frac{1}{7} = 0{,}3 \text{ cm}^3$

Stickstoff $1{,}2 \text{ cm}^3 \times \frac{80}{100} \times \frac{3}{4} = 0{,}7 \text{ cm}^3$

Summa 2,8 cm³.

Es soll nun das Ergebnis der Rechnung einer Prüfung unterworfen werden, durch den Versuch, die im Blute vorhandenen Gase zu gewinnen, ihre Menge und Art zu bestimmen.

Um einer Flüssigkeit die gelösten Gasmengen zu entziehen, benützt man die Erfahrung, daß die gelösten Gase von selbst wieder aus derselben abdunsten, wenn nicht ein entsprechend großer Gegendruck auf die Oberfläche der Flüssigkeit wirkt. Man braucht also nur über der Flüssigkeit eine Atmosphäre herzustellen, die das zu entziehende Gas nicht enthält, um letzteres sofort zu veranlassen, aus der Flüssigkeit zu entweichen.

Zur Erreichung dieses Zieles stehen drei Wege offen.

1. Man erzeugt über der Flüssigkeit eine Atmosphäre, die nur aus dem Dampf der Flüssigkeit besteht, indem man dieselbe zum Kochen erhitzt (Auskochen).

2. Man leitet durch die Flüssigkeit ein fremdes, mit dem auszutreibenden nicht in chemische Reaktion tretendes Gas (Auswaschen oder Ausspülen).

3. Man erzeugt über der Flüssigkeit einen luftleeren Raum (Auspumpen).

Letztere Methode empfiehlt sich besonders zur Gewinnung der Blutgase, weil sie nicht, wie das Kochen zur Zersetzung des Blutes und dadurch zu Gasverlusten führt, und anderseits viel besser als die Ausspülungsmethode gestattet, die im Blute enthaltenen Gase zu sammeln.

Zur Herstellung luftleerer Räume bedient man sich der Quecksilberpumpe. Sie besteht im wesentlichen aus drei kugligen Glasgefäßen, die man als Füll-, Vakuum- und Blutkugel unterscheiden kann. Man vergleiche nebenstehende schematische Abbildung der Pumpe von E. Pflüger (Untersuchungen aus dem Bonner Laboratorium, Berlin 1865) Figur 24. Die Vakuumkugel V kommuniziert durch den Hahn 1 und das Heberrohr H mit einer kleinen Quecksilberwanne, in das ein mit Quecksilber gefülltes Meßrohr M eintaucht. Die Füllkugel F ist durch einen Schlauch mit V verbunden. Der Hahn 2, der zu der Blutkugel B führt, bleibt vorläufig geschlossen. Erhebt man nun die Füllkugel so hoch, daß die Vakuumkugel bis über die Bohrung des Hahnes 1 hinaus mit Quecksilber gefüllt ist, schließt den Hahn und senkt die Füllkugel wieder, so kann man in V einen luftleeren Raum erzeugen, wenn man F so tief herabläßt, daß das Quecksilberniveau in ihr um mehr als 76 cm tiefer steht als Hahn 1. Sobald die Luftleere erzeugt ist, bringt man V unter Drehung von Hahn 2 in Verbindung mit B und pumpt nun auch diesen Raum luftleer. Hierauf läßt man durch Hahn 3 Blut nach B übertreten, wobei man aber die Vorsicht gebraucht, nur eine kleine Menge Blut einzulassen, weil die Entbindung der Gase unter starkem Aufschäumen vor sich geht und daher Gefahr besteht, daß von dem Schaume etwas nach V hinübergerissen wird. Zwischen B und V ist noch ein Gefäß mit langen Schenkeln eingefügt, in welchem der aus dem Blute entweichende Wasserdampf (durch Schwefelsäure) absorbiert wird. Auf diese Weise können die aus dem Blute abdunstenden Gase frei von Blut und Wasser in V gesammelt und von Zeit zu Zeit durch H in das Meßrohr M übergeführt werden. Um die Entbindung der Gase zu beschleunigen, wird das Blut auf etwa 40 ° erwärmt.

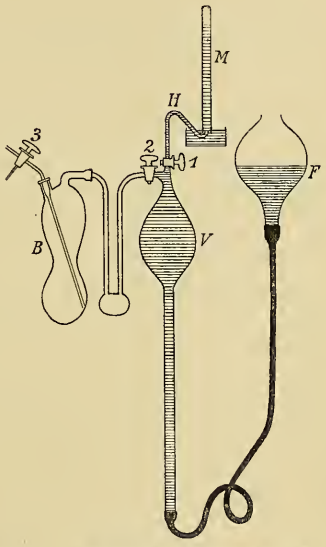


Fig. 24. Quecksilberpumpe zur Entgasung von Blut, nach E. Pflüger.

Die Auspumpung von 50 cm^3 defibrinierten Blutes ergibt ein Gasvolum von 34 cm^3, gemessen bei 18° C. und 60 cm Hg. Zur Gewinnung des Normalvolums multipliziert man mit den beiden echten Brüchen $^{60}/_{76}$ und $^{273}/_{291}$ und erhält den Wert 25,3 cm^3 oder 50,6 cm^3 in 100 Blut. Die Gasmenge, welche unter den gegebenen Verhältnissen bei Körpertemperatur von 100 cm^3 Blut gelöst werden kann, wurde oben zu 2,8 cm^3 bestimmt. In Wirklichkeit finden sich aber 50,6 cm^3; es müssen demnach 47,7 cm^3 in anderer Weise im Blute enthalten sein und hierfür kommt nur die chemische Bindung in Betracht.

Ein näherer Einblick in die Art wie diese Gasmengen im Blute enthalten sind, kann erst gewonnen werden, wenn die Zusammensetzung des Gemisches bekannt ist. Von vornherein ist zu erwarten, daß die drei in der Lungenluft vornehmlich vorhandenen Gase auch im Blute sich finden. Zur Bestimmung ihrer Menge entfernt man zunächst die Kohlensäure, indem man in das Rohr eine kleine Menge Kalilauge einführt. Sofort steigt das Niveau des Quecksilbers in der Röhre zum Zeichen, daß ein Teil des Gases von der Lauge gebunden wird. Nachdem der Prozeß — durch Schütteln beschleunigt — abgelaufen ist, findet man, daß das Volum der Blutgase (nach Reduktion auf den Normalwert) nur noch 8 cm^3 beträgt. Es sind also 17,3 cm^3 CO_2 vorhanden gewesen oder 34,6 in 100 cm^3 Blut.

Man geht nun an die Entfernung des Sauerstoffes, zu welchem Zwecke man eine Lösung von Pyrogallussäure in die Röhre einbringt, die sich in der alkalischen Flüssigkeit unter Bildung brauner Oxydationsprodukte zersetzt und dabei den Sauerstoff verschwinden läßt. Sobald dieser Prozeß beendigt ist, ergibt eine neue Ablesung eine weitere Reduktion des Gasvolums um 7 cm^3, welche auf Rechnung des Sauerstoffs zu setzen ist. Es bleibt an der Spitze der Röhre nur noch eine kleine Gasmenge von 1 cm^3 zurück, die im wesentlichen aus Stickstoff besteht. Die Analyse ergibt demnach für 100 Blut einen Gehalt von

CO_2	34,6 %	davon	nach	S. 106	gelöst	1,8	cm^3
O_2	14,0 %	„	„	„	„	„	0,3	„
N_2	2,0 %	„	„	„	„	„	0,7	„

Die ausgepumpte Stickstoffmenge ist fast dreimal so groß als die lösliche. Der Überschuß wird wenigstens zum Teil auf Versuchsfehler zu beziehen sein, da jede kleine Undichtigkeit der Pumpe oder das Zurückbleiben kleiner Luftblasen in den mit Quecksilber gefüllten Glasgefäßen zu einer Vermehrung der Stickstoffmenge führen muß. Eine Korrektur des gefundenen Wertes auf Grund der Löslichkeit des Stickstoffs ist aber nicht erlaubt, seitdem Bohr nachgewiesen hat, daß bei Gegenwart von Sauerstoff das Blut stets mehr Stickstoff enthält, als nach dessen Löslichkeit im Blutwasser zu erwarten ist (C. R. **124**, 1897, 414). Viel be-

deutender ist der Überschuß bei den beiden anderen Gasen. Die ausgepumpte Kohlensäure beträgt das 19fache, der Sauerstoff das 47fache der löslichen Menge. Die gelösten Mengen verschwinden also fast völlig gegenüber den gebundenen.

Ein Aufschluß über die Art, wie diese Gasmengen im Blute festgehalten werden, läßt sich gewinnen, wenn das defibrinierte Blut vor der Entgasung auf der Zentrifuge in Körperchen und Serum getrennt und die beiden Bestandteile gesondert ausgepumpt werden. Der Versuch ergibt, daß das Serum nahezu frei von Sauerstoff ist, d. h. nur soviel davon enthält, als der Lösungsfähigkeit seines Wassers entspricht. Die ganze darüber hinaus im Blute sich findende Sauerstoffmenge ist an die Körperchen gebunden. Die Körperchen sind Sauerstoffträger und sie verdanken diese Eigenschaft ihrem Hämoglobin, von dem schon S. 30 gezeigt wurde, daß es Sauerstoff locker, d. h. leicht abspaltbar bindet. Da dieses Bindungsvermögen auch dem in Lösung befindlichen Hämoglobin zukommt, so läßt sich die Sauerstoffaufnahme an Lösungen von bekanntem Gehalt bestimmen.

Diese Versuche haben zu stark abweichenden Zahlen geführt, die zwischen 0,4 und 1,8 cm^3 Sauerstoff pro gr Hämoglobin schwanken (Pembrey in Textbook of Physiol. **1**, 1898, 767). In neuerer Zeit nimmt man vielfach 1,34 cm^3 als die Sauerstoffmenge an, die pro gr Hämoglobin bei $^1/_5$ Atmosphäre Sauerstoff-Druck und Körpertemperatur gebunden werden kann. Ein Blut, welches die als normal betrachtete Menge von 14 gr Hämoglobin pro 100 cm^3 enthält, könnte demnach unter den erwähnten Bedingungen etwa 19 cm^3 Sauerstoff aufnehmen, d. h. eine Menge, wie sie im arteriellen Blute wirklich gefunden wird.

Das genauere Studium der Sauerstoffbindung im Blute, wie es durch C. Bohr und dessen Schüler ausgeführt worden ist, hat indessen gelehrt, daß eine feste Beziehung zwischen der vorhandenen Hämoglobinmenge und dem gebundenen Sauerstoff nicht existiert. (Vgl. Tobiesen Sk. A. **6**, 1895, 273). Bohr bestimmte den Eisengehalt der Blutproben, sowie ihre Aufnahmefähigkeit für Sauerstoff (bei 15° und $^1/_5$ Atmosphäre Sauerstoff-Druck) und nennt die pro gr Eisen gebundene Sauerstoffmenge den spezifischen Sauerstoffgehalt des Blutes. Diese Zahlen schwanken schon in der Norm recht beträchtlich, z. B. zwischen 372 und 429, nicht nur bei verschiedenen Individuen, sondern auch bei demselben Tier in verschiedenen Gefäßprovinzen und sie können durch experimentelle Eingriffe, wie Aderlässe, Transfusionen, Atmung sauerstoffreicher Luftgemische noch weiter in hohem Maße beeinflußt werden. Man muß daher annehmen, daß das Hämoglobin des kreisenden Blutes ein Stoff ist, dessen Aufnahmefähigkeit für Sauerstoff innerhalb gewisser, noch nicht näher bekannten Grenzen veränderlich ist. Ist das Blut dagegen einmal aus der Ader gelassen, so scheint sein Bindungsvermögen in eindeutiger Weise von der

Temperatur und dem Sauerstoffdruck abzuhängen. (Man vgl. Hüfner, A. f. P. 1894, 140.)

Unter solchen künstlichen Bedingungen sind die Sauerstoffmengen, die von menschlichem Blute unter verschiedenen Drücken chemisch gebunden werden, von A. Löwy (C. f. P. 1899, 448) bestimmt worden. Das Ergebnis dieser Messungen wird durch die Kurve Figur 25 dargestellt. Auf die zahlreichen analogen Bestimmungen, die an tierischen Blutarten sowie an Hämoglobinlösungen ausgeführt worden sind, kann hier nicht näher eingegangen werden. Allgemein läßt sich das Ergebnis dieser Bestimmungen dahin zusammenfassen, daß

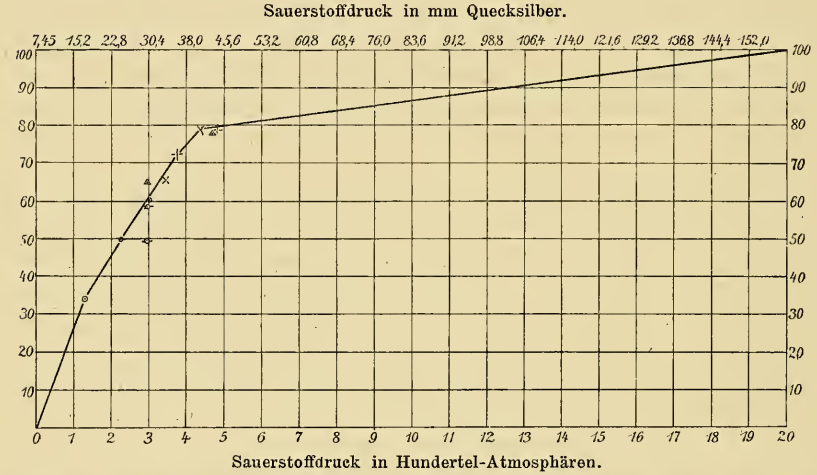


Fig. 25. Sättigungsgrad menschlichen Blutes bei Körpertemperatur und verschiedenem Sauerstoffdruck. Der Sauerstoffgehalt des Blutes bei 1/5 Atm. Sauerstoffdruck ist willkürlich als der höchste (Sättigung = 100 %) angenommen. Nach A. Loewy.

1. bei keinem Druck eine vollständige Sättigung des Blutes mit Sauerstoff erreicht wird, d. h. daß immer neben Oxyhämoglobin auch nicht oxydiertes Hämoglobin vorhanden ist, wie dies übrigens aus den Dissoziationsgesetzen erwartet werden muß. Vgl. Hüfner, A. f. P. 1901, Suppl. 187 und 217,

2. daß jede Druckabnahme zu einer Dissoziation von Oxyhämoglobin führt, die um so größer ist, je niedriger der Sauerstoffdruck bereits ist,

3. daß die Bindungsfähigkeit für Sauerstoff bei gegebenem Druck mit steigender Temperatur abnimmt.

Eine ähnliche unstabile Verbindung mit dem Hämoglobin geht Kohlenoxyd (CO) ein; das Kohlenoxydhämoglobin ist aber weniger leicht disso-

ziierbar als das Oxyhämoglobin. Dieser Umstand verleiht der Verbindung eine große praktische Wichtigkeit insofern, als eine geringe Zumischung von CO zur Atmungsluft, wie sie infolge von Undichtigkeiten der Leuchtgasleitungen, bei ungenügend ventilierten Heizanlagen, ferner in Bergwerken nur zu oft vorkommt, genügt, um einen relativ beträchtlichen Teil des Hämoglobins in Kohlenoxydhämoglobin zu verwandeln. So fand z. B. Gréhant in dem Blute eines Hundes, der Luft mit 1 pro Mille CO geatmet hatte, 12,2 Volumprozent Sauerstoff und 5,5 Volumproz. Kohlenoxyd (C. R. Soc. de Biol. 1892, 163). Berücksichtigt man, daß in dem geatmeten Luftgemisch Kohlenoxyd und Sauerstoff in dem Mengenververhältnis 1 : 200 vertreten waren, im Blute aber im Verhältnis 1 : 2, so folgt daraus eine etwa hundertmal größere Verwandtschaft des Hämoglobins zum Kohlenoxyd als zum Sauerstoff. Schwache Vergiftungserscheinungen treten schon bei Mengen von $^1/_2$ pro Mille in der Atmungsluft auf, 2 pro Mille werden längere Zeit ertragen, 3,5 pro Mille nur etwa 3 Stunden (Gruber, A. f. Hyg. **1**, 1883, 145). Die Vergiftung zeigt die Erscheinungen des Lufthungers, wie sie ähnlich durch Atmung sauerstoffarmer Luftgemische hervorgerufen werden. Der Harn wird zuckerhaltig. Tritt keine Änderung der Atemluft ein, so erfolgt Bewußtlosigkeit und Tod. Erhöhung des Sauerstoffdruckes hebt die Symptome am raschesten.

Öffnet man die Leiche eines an CO erstickten Tieres, so fällt die hellrote, der arteriellen ähnliche, nur etwas mehr kirschrote Farbe des ganzen Blutes auf. Der Unterschied zwischen arteriellem und venösem Blute ist aufgehoben. Stellt man eine verdünnte Lösung des Blutfarbstoffes her, so wird dieselbe durch Schwefelammonium gar nicht oder nur wenig reduziert und ebenso gelingt die Überführung des Hämoglobins in Hämatin durch Alkalien nur unvollkommen.

Über die Bindung der Kohlensäure im Blute ist weniger bekannt als über die des Sauerstoffs. Trennt man Körperchen und Plasma oder Blutkuchen und Plasma, so findet man Kohlensäure in beiden, allerdings mehr von derselben in der Blutflüssigkeit. Man kann ungefähr annehmen, daß sich etwa $^1/_3$ der ganzen Kohlensäure in den Körperchen und $^2/_3$ in der Flüssigkeit finden. In letzterer ist eine kleine Menge Kohlensäure gelöst, ungefähr 1,8 cm^3 in 100 Blut oder 1,8 Volumprozent. Es muß also auch hier die bei weitem größere Menge gebunden sein. In dieser Richtung ist nun daran zu erinnern, daß wie früher erwähnt, die Basen des Blutes, speziell das Natrium über die fixen Säuren überwiegen. Es bleibt also Alkali zur Bindung von Kohlensäure disponibel. Die Aschenanalyse oder besser die Salzanalyse nach Gürbers Verfahren läßt die Anwesenheit von kohlensaurem Natrium direkt nachweisen, und sie wird weiter verbürgt durch die Erfahrung, daß beim Eindringen stärkerer Säuren ins Blut die Kohlensäure verdrängt wird. Solche kohlensäurearmen

Sera sind oft beobachtet worden, speziell nach Säurefütterung bei Pflanzenfressern, nach starker Muskeltätigkeit u. a. m.

Auf Grund von Titrierungen pflegt man die Alkaleszenz des Blutes einer Sodalösung von 1—2 pro Mille gleichzusetzen. Schreibt man 100 cm^3 Blut einen Gehalt von 150 mgr Na_2CO_3 zu, so sind darin 62 mgr = 31 cm^3 CO_2 gebunden und eine ebenso große Menge kann weiterhin noch aufgenommen werden, durch Umwandlung des sekundären Salzes (Na_2CO_3) in das primäre ($NaHCO_3$), das sog. doppeltkohlensaure Salz.

Obwohl diese Kohlensäuremengen den im Blute nachweisbaren entsprechen, verhält sich doch das Blut anders als eine Lösung von doppeltkohlensaurem Natron. Letztere gibt, wie Bohr (Sk. A. **3**, 1892, 66) gezeigt hat, einen merklichen Teil ihrer dissoziablen Kohlensäure erst ab, wenn der Kohlensäuredruck unter $^1/_{100}$ Atmosphäre sinkt; eine Zerlegung des sekundären Salzes durch die Gaspumpe ist überhaupt ausgeschlossen. Dagegen wird die Kohlensäure aus dem Blute viel leichter entbunden, ja sie kann, wie Pflüger gefunden hat (Kohlensäure des Blutes, Bonn, 1864), aus dem Vollblute durch die Wirkung der Pumpe vollständig ausgetrieben werden.

Bereits oben wurde ausgeführt, daß die Eiweißkörper des Serums als Konkurrenten der Kohlensäure um das Natrium auftreten; sie werden daher bei sinkendem Kohlensäuredruck die Austreibung der Kohlensäure begünstigen. In noch höherem Grade müssen dies gewisse, noch nicht näher bekannte Bestandteile der Körperchen tun, wie durch die Beobachtung Pflügers sichergestellt ist.

Es ist oben gesagt worden, daß nach Trennung der Körperchen von dem Serum auch aus ersteren eine Menge Kohlensäure gewonnen werden kann (etwa ein Drittel der ganzen Kohlensäure des Blutes), die nicht auf Rechnung des zwischen den Körperchen zurückbleibenden Serums gesetzt werden kann. Für die Bindung dieser Kohlensäure oder eines Teiles derselben ist das Hämoglobin verantwortlich zu machen. (Vgl. Setschenow, C. f. d. med. Wissenschaft 1877, 625 und 1879, 369.) Die Bindung der Kohlensäure durch Hämoglobinlösungen (Karbohämoglobin) ist später namentlich von Bohr untersucht worden (Sk. A. **3**, 1892, 49). Dieselbe wird nicht beeinflußt durch die gleichzeitige Anwesenheit von Sauerstoff und führt nicht zu einer Änderung der Farbe, weder für das bloße Auge noch bei spektroskopischer Beobachtung. Daraus darf wohl geschlossen werden, daß die Bindung der Kohlensäure an einer anderen Stelle des Hämoglobin-Moleküls stattfindet als die des Sauerstoffs. (Torup, Om Blodets Kulsyrebinding, Kopenhagen 1887).

Die Dissoziationserscheinungen des Karbohämoglobins sind ganz ähnlich denen des Oxyhämoglobins, auch darin, daß die unter gegebenen Werten des Drucks und der Temperatur pro gr Hämoglobin aufgenommenen Kohlensäuremengen nicht konstant sind, was am einfachsten durch

die Annahme verschiedener Karbohämoglobinverbindungen erklärt wird (Vgl. Bohr a. a. O.)

Die Blutprobe, deren Gase oben bestimmt worden sind, war im offenen Gefäß defibriniert worden, wobei sie Gelegenheit hatte, ihre Gasspannungen mit denen der Luft auszugleichen. Will man den Gasgehalt des kreisenden Blutes erfahren, so müssen die Proben unter Luftabschluß aufgefangen und defibriniert werden, wenn man nicht vorzieht, wie dies E. Pflüger tat, das Blut unmittelbar aus der Ader in die Pumpe einströmen zu lassen (C. f. d. med. Wiss. 1867, 321 u. 722). Derartige Versuche ergeben für das arterielle Blut eines Tieres stets gleichmäßigere Werte als für das venöse, das nicht nur örtliche Unterschiede zeigt, sondern auch je nach der Tätigkeit der Organe seinen Gasgehalt in weiten Grenzen ändert. Von einem Gasgehalt des venösen Blutes schlechtweg kann höchstens gesprochen werden in bezug auf Proben, die aus dem rechten Herzen entnommen sind, dessen Blut aus den verschiedenen Körpervenen gemischt ist und eine mittlere Zusammensetzung aufweist. Die bisher vorliegenden vergleichenden Untersuchungen von venösem Herzblut und Arterienblut zeigen folgende Werte:

	In 100 cm^3 Blut	
	Sauerstoff:	Kohlensäure:
im arteriellen Blute	15—22 cm^3	31—47 cm^3
im venösen Blute	6—13 cm^3	25—61 cm^3.

Man vgl. Pembrey, Textb. of Physiol. **1**, 1898, 763.

Die Änderung des Gasgehaltes, die das Blut während seines Durchtrittes durch die Lunge erfährt, könnte bedingt sein durch eine Änderung der Bluttemperatur, der Gasspannungen in der Umgebung oder des Bindungsvermögens des Blutes für die Gase, wie sie z. B. für den Sauerstoff in den wechselnden Werten des spezifischen Sauerstoffgehaltes zum Ausdruck kommt.

Änderungen der Bluttemperatur finden normalerweise, wenn überhaupt, in so engen Grenzen statt, daß die Verschiedenheit des Gasgehaltes zwischen Vene und Arterie nicht darauf bezogen werden kann, um so weniger als hierdurch die Konzentrationsänderung für alle Gase in dem gleichen Sinne stattfinden müßte.

Man wird also von vorneherein auf eine Änderung der Gasspannungen in der Umgebung des Blutes hingewiesen und es frägt sich nur, ob dieselben hinreichen, um die Umwandlung des venösen Blutes in arterielles zu erklären. Diese Frage kann nur durch gleichzeitige Spannungsbestimmungen in Lungenluft und Blut beantwortet werden, denn bei den verwickelten Bindungsverhältnissen der Blutgase lassen sich aus dem Gehalt des Blutes die jeweils herrschenden Spannungen nicht berechnen. Die eingehendsten und genauesten Versuche dieser Art sind von Bohr gemacht

worden (Sk. A. **2**, 1890, 236). Er brachte in seinem, einer Stromuhr ähnlichen Hämataërometer das strömende Blut, ohne Unterbrechung des Kreislaufes, in innige Berührung mit einem Luftquantum, mit dem es seine Spannungen ausgleichen konnte und bestimmte gleichzeitig die Menge und Zusammensetzung der Atemluft. Wird angenommen, daß für die Gasspannungen des arteriellen Blutes lediglich die Teildrucke maßgebend sind, mit denen die einzelnen Gasarten in der Lungenluft vertreten sind, so ist im günstigsten Falle Gleichheit der Spannungen zu erwarten. Ist die Zeit, während der das Blut in den Lungen verweilt, nicht ausreichend zur Herstellung des Gleichgewichts, so muß sein Sauerstoffdruck niedriger, der Kohlensäuredruck höher sein als in der Lungenluft. Die von Bohr gewonnenen Zahlen stehen nur zum Teil mit dieser Erwartung im Einklang. Sehr oft ist die Sauerstoffspannung des arteriellen Blutes höher, die der Kohlensäure niedriger als in der Lungenluft. Hier müssen also Änderungen in dem Bindungsvermögen des Blutes für die Gase eintreten, die wohl nur auf eine Einwirkung von seiten des Gewebes bezogen werden können.

Diese Erfahrungen geben wertvolle Anhaltspunkte für die entgegengesetzte Umwandlung, die das Blut in den Kapillaren des großen Kreislaufes erfährt, ein Prozeß, der als innere oder Gewebsatmung der äußeren oder Lungenatmung gegenübergestellt wird.

Es kann als eine sichergestellte Tatsache gelten, daß in den Geweben die Sauerstoffspannung im allgemeinen äußerst niedrig, die Kohlensäurespannung dagegen hoch ist. Wird atmosphärische Luft in eine leere Darmschlinge gebracht, so sinkt der Sauerstoffdruck in derselben von $^1/_5$ auf $^1/_{30}$ Atmosphäre, während die der Kohlensäure bis auf $^1/_{13}$ Atmosphäre ansteigt. (Straßburg, A. g. P. **6**, 1872, 94). Aus blutfreien Muskeln konnte L. Hermann (Unters. über den Stoffwechsel der Muskeln, Berlin 1867) mittelst der Luftpumpe keinen Sauerstoff erhalten. In den Sekreten der Drüsen, sowie in der Lymphe ist der Sauerstoff stets nur in geringer Menge und niederer Spannung, die Kohlensäure mit Spannungen zwischen $^1/_{13}$ und $^1/_9$ Atmosphäre gefunden worden (Ewald, A. f. A. u. P. 1873, 663 und 1876, 422). Es ist demnach das Druckgefälle des Sauerstoffs von dem Blute gegen das Gewebe, das der Kohlensäure umgekehrt gerichtet und dadurch die Diffusion der Gase aus dem Blute bezw. in dasselbe verständlich. Es sind also zunächst die Gewebe, die sich infolge der in ihnen ablaufenden Umsetzungen auf Gasspannungen einstellen, die von denen des Blutes abweichen. Die Erfahrung von Bohr, daß der spezifische Sauerstoffgehalt im venösen Blute in der Regel ein anderer ist als in der Arterie zeigt indessen, daß auch Änderungen in dem Bindungsvermögen des Blutes eine Rolle spielen. Wird z. B. in den Kapillaren der spezifische Sauerstoffgehalt des Blutes herabgesetzt, nimmt also das Blut für dieselbe Hämoglobinmenge und denselben Druck weniger Sauerstoff auf als das

arterielle, so muß der noch vorhandene Sauerstoff unter höheren Druck gesetzt und sein Übertritt in die Gewebe gefördert werden.

Der Ort der Verbrennungen. Die niedere Sauerstoffspannung in den Geweben und die gleichzeitig hohe Spannung der Kohlensäure weisen mit aller Deutlichkeit darauf hin, daß dort Oxydationen stattfinden. Dagegen liegt in den genannten Erfahrungen noch keine Entscheidung der Frage, ob die Verbrennung ausschließlich in den Geweben oder zum Teil auch im Blute vor sich geht. Im ersten Falle würde das Blut nur eine passive Rolle spielen und als Transportmittel für die Gase dienen; im anderen Falle würde es an der Verbrennung teilnehmen.

Bohr und Henriques haben versucht, hier Aufklärung zu schaffen, indem sie die Gewebsatmung im Gebiete des ganzen großen Kreislaufes verglichen mit dem gleichzeitig gemessenen Gaswechsel der Lunge (A. de P. 1897, Avril, Juillet et Octobre). Auf die Technik der letzteren Bestimmung wird S. 124 näher eingegangen werden. Es genügt hier zu sagen, daß für Ein- wie Ausatmungsluft das Volum und die prozentische Zusammensetzung ermittelt wurde, womit der ganze durch die Lungen stattfindende Gaswechsel des Tieres während der Beobachtungszeit bekannt ist. Neben diesen Bestimmungen ging einher die Messung der Volumgeschwindigkeit des großen Kreislaufes und der Differenz im Gasgehalte zwischen arteriellem und venösem Blute. Aus letzteren Daten ergibt sich der Umfang der Gewebsatmung. Sind die Ergebnisse der beiden Bestimmungsreihen im Einklang, so ist damit bewiesen, daß in der Lunge nur jene Gase ausgeschieden werden, die das venöse Blut zuführt. Ist der Gaswechsel in der Lunge aber größer, als die gleichzeitige Gewebsatmung, so müssen auch noch in der Lunge Verbrennungen stattfinden.

Die Versuche von Bohr und Henriques zeigen deutlich, daß letzteres der Fall ist, zugleich lehren sie aber auch, daß das quantitative Verhältnis zwischen der Verbrennung in den Geweben und der im Blute sehr großem Wechsel unterliegt, nicht nur bei verschiedenen Individuen, sondern auch in rasch aufeinander folgenden Perioden an demselben Tier. Der Betrag, mit dem das Lungenblut an dem gesamten Oxydationsprozeß beteiligt ist, schwankt zwischen 0 und 66 % und dabei ändert sich die Kohlensäurebildung nicht immer im gleichen Sinne wie die Sauerstoffzehrung, so daß also auch das Verhältnis beider (der sog. respiratorische Quotient, s. u.) für die Gewebe und das Blut verschieden sein können.

Diese Ergebnisse sind nicht ganz unerwartet. Es ist von Pflüger gezeigt worden (A. g. P. **1**, 1868, 61), daß aus der Ader gelassenes Blut stets nachdunkelt, so daß es für das Resultat der Entgasung nicht gleichgültig ist, ob es sofort oder erst nach einigem Stehen in die Pumpe gelangt. Ist diese erste Veränderung aber abgelaufen, so ändert sich, soferne nicht Fäulnis eintritt, der Gasgehalt nur noch wenig. Das Blut

an sich hat einen sehr geringen inneren Stoffwechsel und die stärkere Veränderung, die es kurz nach dem Aderlaß erfährt, beruht offenbar auf der Anwesenheit von Substanzen, die es aus dem Körper mitgebracht hat und deren Oxdation noch nicht beendet ist (vgl. Alex. Schmidt, Leipz. Berichte 1867, 99; v. Frey, A. f. P. 1883, 533).

Zu den in der Lunge stattfindenden Verbrennungen muß auch der Eigenstoffwechsel dieses Organs gerechnet werden. Die Größe desselben wird als gering angenommen, doch liegen Messungen bisher nicht vor.

Eine wesentliche Voraussetzung für den Gaswechsel des Blutes ist die Erneuerung der Lungenluft, die sich sonst mit den Gasspannungen des venösen Blutes bald ins Gleichgewicht setzen würde. Durch die Ventilation der Lunge wird der ursprüngliche Zustand wieder hergestellt.

Infolge bestimmter als Atembewegungen bekannter Formveränderungen des Brustraumes, deren Mechanik sogleich näher zu erörtern sein wird, erfahren die mit Luft gefüllten Räume der Lungen in regelmäßigem Wechsel Vergrößerungen und Verkleinerungen. Bei der Vergrößerung sinkt der Druck in der Lungenluft, so daß atmosphärische Luft durch die offene Stimmritze einströmt; bei der Verkleinerung steigt der Druck in der Lunge um ein Geringes über den atmosphärischen, was zu einer Austreibung von Luft führt.

Daß dabei die Lunge unter keinen Umständen völlig entleert wird, geht schon aus dem lauten (vollen) Lungenschall hervor, der beim Beklopfen der Brustwände über den Lungen auch nach äußerster Ausatmung gehört wird. Es kann sich also auch niemals um eine vollständige Erneuerung der Lungenluft, sondern nur um eine Zumischung von frischer Luft handeln. Von der Größe der Atembewegungen hängt somit die Güte der Lungenluft und damit wieder der Gasgehalt des arteriellen Blutes ab.

Die Messung der Tiefe oder Größe der Atemzüge geschieht durch Volummesser, Spirometer oder Gasuhren verschiedener Konstruktion. Für länger dauernde Versuche bedient man sich mit Vorteil eines Mundstücks mit leicht spielenden Ventilen, durch die Ein- und Ausatmungsluft getrennt und in verschiedene Wege geleitet werden. Der Luftstrom wird durch Gasuhren gemessen und kann durch Einschaltung geeigneter Vorrichtungen analysiert werden, Verfahren von Zuntz (vgl. Löwy, A. g. P. **42**, 1888, 268). Oder es wird die Luft aus einem größeren Gasometer ein- und in einen zweiten ausgeatmet, Verfahren von Speck (Physiologie d. menschl. Atmens, Leipzig 1892).

Mittelst derartiger Einrichtungen ist die Atemgröße der gewöhnlichen Atmung beim Erwachsenen auf etwa 0,5 Liter bestimmt worden. Es ist bekannt, daß an die gewöhnliche Einatmung leicht noch eine weitere, viel tiefere angeschlossen werden kann (Komplementärluft), und manche Reflexe

wie das Nießen oder Gähnen werden durch solche ungewöhnlich tiefe, unwillkürliche Einatmungen eingeleitet. Die Luftmenge, die auf diese Weise über die gewöhnliche Einatmung hinaus noch aufgenommen werden kann, beträgt ungefähr 1,6 l; ebenso groß ist jene, die nach einer gewöhnlichen Ausatmung durch eine sich daran schließende möglichst starke Entleerung der Lunge noch ausgestoßen werden kann (Reserveluft). Die dann noch zurückbleibende sog. Residualluft ist nach verschiedenen Verfahrungsweisen auf 0,8 l bestimmt worden.

Die bei äußerster Entfaltung der Lunge in ihr enthaltenen 4,5 l setzen sich demnach zusammen wie folgt:

Komplementärluft . .	1,6 Liter	} Vitalkapazität
Atmungsluft	0,5 „	
Reserveluft	1,6 „	
Residualluft	0,8 „	
Summe	4,5 Liter	

Die ersten drei Summanden werden als Vitalkapazität der Lunge zusammengefaßt und zuweilen aus ärztlichen Gründen bestimmt, obwohl die Bestimmung auf große Genauigkeit nicht Anspruch machen kann. Die Residualluft anderseits wird gewöhnlich wieder in zwei Summanden zerteilt, von welchen der erste, die Kollapsluft, jene Luftmenge umfaßt, die beim Öffnen der Brust durch die zusammenfallende Lunge ausgetrieben wird, während die Minimalluft auch dann noch zurückbleibt. Ihre Entfernung würde die Lunge luftfrei oder atelektatisch machen. Ist die Größe eines Atemzuges bekannt, ferner der Luftgehalt der Lungen zu Beginn bezw. zu Ende des Atemzuges, so ergibt sich daraus die Ventilationsgröße, d. h. das Verhältnis des neu aufgenommenen Luftquantums zum gesamten Luftgehalt der Lunge. So würde z. B. bei gewöhnlicher Atmung von 0,5 l die Kapazität der Lunge am Schlusse der Einatmung nahezu 3 l sein und die Ventilationsgröße $^1/_6$. Bei tiefster Atmung von 3,7 l würde dagegen die Kapazität der völlig entfalteten Lunge 4,5 l sein und folglich die Ventilationsgröße $^4/_5$.

Bei diesen Aufstellungen muß indessen noch ein Umstand in Rücksicht gezogen werden, der für die Ventilationsgröße von wesentlicher Bedeutung ist. Die durch einen Atemzug aufgenommene Luft gelangt nämlich nicht ohne weiteres zu dem Orte des Gasaustausches, sondern muß erst ein Kanalsystem passieren, in dem sie angewärmt und mit Wasserdampf gesättigt wird, in dem aber ein Gasaustausch mit dem Blute infolge der Dicke des Epithels und der geringen Dichte des Kapillarnetzes nur in verschwindend geringem Betrage stattfindet. Der Teil der Luft, der als letzter in den Körper eindringt, wird daher in diesem Röhrensystem stehen bleiben und bei der unmittelbar folgenden Ausatmung unverändert (bis auf Temperatur und Wasserdampf) wieder ausgestoßen. Da dieser Luftteil

nicht an dem Gaswechsel Anteil nimmt, so kann er bei Aufstellung der Ventilationsgröße nicht mitzählen. Die Größe dieses „schädlichen“ Raumes hat man versucht, auf verschiedene Weise zu bestimmen. Nach A. Löwy (A. g. P. 58, 1894, 416) faßt er 100 bis 150 cm^3.

Nimmt man 0,1 l als runde Zahl an, so vermindert sich die wirklich für den Gaswechsel verfügbare Luftmenge eines gewöhnlichen Atemzuges auf 0,4 l und die Ventilationsgröße auf $^1/_7$, während für die tiefste Atmung die oben gegebene Aufstellung einer Ventilationsgröße von $^4/_5$ nicht merklich berührt wird. Man sieht, daß die Größe dieses schädlichen Raumes um so mehr ins Gewicht fällt, je geringer die Atemtiefe ist. Bei einer Atmung von nur 0,1 l würde überhaupt kaum mehr geschehen, als daß das System Nasenhöhle, Rachen, Trachea und Bronchien mit neuer Luft gefüllt wird. Es gibt also eine minimale Atemtiefe, welche auch bei größter Häufigkeit der Atemzüge für den Gaswechsel nicht genügt und bei Fortdauer zur Erstickung führen muß.

Von der Ventilationsgröße hängt der Kohlensäure-Gehalt der Ausatmungsluft ab. Er kann bei tiefer Atmung bis 2 % und darunter fallen, bei flacher Atmung bis 5 % steigen. Bei ruhiger Atmung sind in der Regel gegen 4 % gefunden worden.

Die Atembewegungen. Die Änderungen in der Kapazität der Lungen werden herbeigeführt durch die Volumänderungen des Brustraumes, dessen Vergrößerungen als Inspirationen, dessen Verkleinerungen als Exspirationen bezeichnet werden. Diese Bewegungen geschehen durch Muskeln, welche entsprechend ihrer Wirkung in Inspirations- und Exspirationsmuskeln unterschieden werden. Ein Inspirationsmuskel, das Zwerchfell, bildet die untere Begrenzung des Brustraumes. Er stellt ein gegen den Kopf konvexes Gewölbe dar, auf dessen sehniger Kuppel (Centrum tendineum) das Herz ruht. Bei schwachen Kontraktionen des Zwerchfells nimmt nur die Krümmung des vom Centrum tendineum ausstrahlenden Muskelbündel ab, wobei sich die Schenkel des Gewölbes von der Wirbelsäule und den Rippen ablösen, denen sie in der Ruhe in weitem Umfange anliegen. Dadurch entstehen an der unteren Begrenzung der Brusthöhle keilförmige Räume, in welche die Lunge einrückt. Bei starken Kontraktionen des Zwerchfells steigt aber auch dessen Kuppel herab, wie bei der Durchleuchtung mit Röntgenstrahlen beobachtet werden kann. Eine weitere Folge der Bewegung des Zwerchfells ist eine Verdrängung der Baucheingeweide und eine Drucksteigerung im Abdomen, wodurch die Zurückführung des Zwerchfells in seine Ruhestellung gefördert wird. Bei starken Zusammenziehungen des Zwerchfells findet auch eine Einziehung der Rippenränder statt.

Die Vergrößerung des Brustraumes nach der sagittalen und transversalen Richtung kann nur unter gegenseitiger Verlagerung der knöchernen

und knorpeligen Teile des Brustkorbes stattfinden, wobei diese Teile und die sie verbindenden Bänder Deformationen und Spannungen erfahren. Hierdurch, bei aufrechter Körperstellung auch durch die Schwere, wird eine Zurückführung des Brustkorbes in seine Ausgangsstellung ermöglicht.

Die Formänderung des Brustkorbes bei der Inspiration besteht im wesentlichen aus einer Hebung der Rippen und des Brustbeins, derart, daß die ersteren mit der Wirbelsäule weniger spitze Winkel einschließen. Die Exkursionen können, infolge der geringen Beweglichkeit der Wirbelrippengelenke, in Winkelgraden gemessen, nur gering sein; dagegen sind die Bogenlängen, welche von den vorderen Enden, namentlich der langen Rippen, durchlaufen werden, gar nicht unbeträchtlich.

Denkt man sich bei aufrechter Körperstellung eine Reihe von Horizontalschnitten durch die Brusthöhle gelegt, so werden dieselben, bei der inspiratorischen Rippenhebung sämtlich größer und zwar nicht nur im Tiefen-, sondern auch im Breitendurchmesser. Es hängt dies damit zusammen, daß die vom Köpfchen zum Höcker jeder Rippe gezogene Drehungsachse nicht quer, sondern schräg gerichtet ist und die Achsen zweier symmetrischer Rippen einen nach vorn spitzen Winkel einschließen. Figur 26 zeigt die Projektionen eines Rippenpaares in Exspirations- und Inspirationsstellung auf eine Horizontalebene.

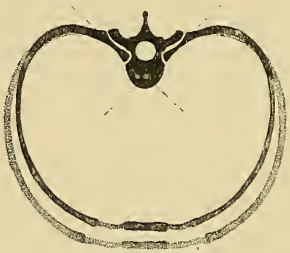


Fig. 26. Projektion eines Rippenpaares nebst Verbindungsstücken auf eine Horizontalebene. Die Exspirationsstellung ist schwarz.

Die Inspirationsbewegung der Rippen wird bei gewöhnlicher Atmung hervorgebracht durch die MM. scaleni, levatores costarum breves und longi, MM. serrati postici superiores, sowie durch die intercostales externi. Bei angestrengter Einatmung treten außerdem Muskeln in Tätigkeit, die von dem Kopf und Schultergürtel nach dem Brustbein und den Rippen ziehen, wobei natürlich die Feststellung ihrer Ursprungsorte in bezug auf die Wirbelsäule vorausgesetzt werden muß.

Es ist oben ausgeführt worden, daß die Exspiration in rein passiver Weise zu stande kommen kann. Treten dazu noch Exspirationsmuskeln in Tätigkeit, so liegt ihre Wirkung wesentlich darin, daß sie die Geschwindigkeit der passiven Exspiration vergrößern, überhaupt deren Ablauf in mannigfaltiger Weise modifizieren. Ob es rein passive Exspirationen gibt, ist nicht sicher bekannt; bei Tieren scheinen die MM. intercostales interni bei der Exspiration stets tätig zu sein (R. Fick, A. f. A. 1897, 75). Daß bei der Exspiration gegen Widerstände, wie beim Sprechen, Schreien, Singen, beim Blasen von Instrumenten u. s. w. die Bauchmuskeln die Exspiration sehr mächtig unterstützen können, indem sie die Baucheinge-

weide und mit ihnen das Zwerchfell gegen die Brusthöhle empor treiben, lehrt die tägliche Erfahrung.

Die Frage, ob die äußeren Interkostalmuskeln und die ihnen gleichwertigen Intercartilaginei den inneren Interkostalmuskeln als Antagonisten gegenüberstehen, ist lange Gegenstand der Diskussion gewesen. Ein zwischen zwei Rippen ausgespannter Muskel wird natürlich auf beide ein Drehungsbestreben ausüben. Ist dieses für beide Rippen gleich groß, so wird eine Drehung nicht stattfinden, es werden sich die beiden Rippen nur nähern, soweit es ihre Anheftungen an Wirbelsäule und Brustbein gestatten. Für einen schräg gespannten Muskel sind jedoch die Drehungsmomente nicht gleich, sondern für jene Rippe größer, an der er sich entfernter von der Drehungsachse ansetzt. Daraus folgt, daß die äußeren Interkostalmuskeln eine Drehung nach oben, die inneren nach unten herbeiführen müssen. Dies wird durch das nach Hamberger benannte Schema sehr übersichtlich dargestellt und kann direkt gezeigt werden, wenn man an einem entsprechend gebauten Holzrahmen zwei Froschmuskeln in der Richtung der Zwischenrippenmuskeln ausspannt und sie abwechselnd zur Kontraktion anregt.

Jeder Formänderung des Brustkorbes ist die sehr dehnbare Lunge zu folgen gezwungen. Würde sie dies bei einer Inspirationsbewegung nicht tun, so müßte sie sich von der Brustwand ablösen und zwischen dieser und der Lunge ein luftleerer Raum entstehen. Das heißt aber nichts anderes, als daß die Lunge dem Druck einer Atmosphäre Widerstand zu leisten hätte. Die Lunge ist allerdings in jeder Stellung des Brustkorbes gespannt und hat stets das Bestreben, sich zu verkleinern, sie entwickelt dabei aber nur geringe Drücke. Wird die Pleura eröffnet und damit zu beiden Seiten der Lunge atmosphärischer Druck hergestellt, so kann sie ihrem Verkleinerungsbestreben folgen und kollabieren. Liegt sie der Brustwand, bezw. dem Zwerchfell an, so wird sich ihre Spannung nur dadurch äußern, daß alle neben ihr im Brustraum eingeschlossenen Organe unter einem Druck stehen, der etwas niedriger ist als der atmosphärische und zwar niedriger um den von der Lunge entwickelten, nach innen gerichteten Druck von etwa $^1/_{100}$ Atmosphäre. Mißt man die Drücke nicht nach ihren absoluten Werten, sondern nur ihre Differenz gegen den atmosphärischen, so wäre der im Brustraum außerhalb der Lunge herrschende Druck als ein negativer zu bezeichnen. Wie begreiflich, ist er nicht konstant, sondern ändert sich etwas mit dem Grade der Ausdehnung der Lungen. Nach Donders (Z. f. rat. Med. N. F. **3**, 1853. Vgl. auch Van der Burgh, Onderz. Physiol. Lab., Leyden 1898, 1) beträgt er bei gewöhnlicher Inspirationsstellung etwa 9 mm Quecksilber ($^1/_{84}$ Atmosphäre) und kann bei tiefster Inspiration bis auf 30 mm Quecksilber ($^1/_{25}$ Atmosphäre) steigen. Seine Messung geschieht durch Verbindung eines Manometers mit der Pleurahöhle, wobei natürlich ein Ein-

dringen von Luft sorgfältig zu vermeiden ist. Bequemer ist es, nach der Methode von Donders zu verfahren, das Manometer luftdicht in die Trachea einzupassen und darauf durch Eröffnung der Brusthöhle die Lunge freizugeben. Das Manometer verhindert den Austritt von Luft, zeigt aber den von der Lunge erzeugten Druck an. An der Leiche, deren Brustkorb auf äußerste Exspirationslage eingestellt ist, fand Donders 2—5 mm Quecksilber.

Die angeführten Werte gelten natürlich nur so lange, als die Glottis offen und der Druck in der Lungenluft nicht merklich von dem atmosphärischen verschieden ist. Ist die Glottis verschlossen, so können durch Atembewegungen sehr beträchtliche positive oder negative Drucke (bis zu $^1/_{10}$ Atmosphäre) in der Lungenluft erzeugt werden. Unter diesen Umständen werden auch die Drücke in der Pleurahöhle um gleiche Beträge schwanken, immer aber sich um etwa $^1/_{100}$ Atmosphäre von dem Druck in der Lungenluft unterscheiden. Daß der unter gewöhnlichen Verhältnissen negative Druck im Innern der Brust für die Füllung der großen Venen und für die Entfaltung der Vorhöfe ein nicht zu unterschätzendes Moment darstellt, ist bereits bei einer früheren Gelegenheit erwähnt worden.

Die Nerven der Atemmuskeln und das Atemzentrum. Die an der Atmung beteiligten Muskeln erhalten ihre zentrifugalen oder motorischen Nerven aus dem Hals- und Brustmark, einige derselben auch aus der Oblongata. So zeigt z. B. die Beobachtung des Kehlkopfes am Lebenden eine im Rhythmus der Atmung stattfindende abwechselnde Erweiterung und Verengerung der Glottis. Da ein gelähmtes Stimmband diese Bewegungen nicht mehr ausführt, so handelt es sich hier nicht um eine passive, sondern um eine aktive Bewegung, d. h. um die Teilnahme des Nervus laryngeus inferior, eines Astes des Vagus, an der Atmungsinnervation. Bei Atemnot treten Gesichtsmuskeln in die rhythmische Atemtätigkeit ein, also Muskeln aus dem Innervationsgebiet des N. facialis. Beim Kaninchen, dessen Schnauze regelmäßig mitatmet, ist der N. facialis stets an der Atmung beteiligt.

Es muß demnach bei jeder In- bezw. Exspiration eine Reihe von zentrifugalen Neuronen in Erregung geraten, die über eine beträchtliche Länge des Rückenmarks verteilt sind, und diese Tätigkeit muß eine streng geregelte sein, so daß die antagonistischen Muskeln sich nicht gegenseitig stören. Es entsteht somit die Frage, ob die fraglichen Erregungen in allen beteiligten Neuronen autochthon entstehen, oder ob die Anregung von anderen Stellen ausgeht. Diese Frage läßt sich am besten in der Weise entscheiden, daß man die Ursprungsgebiete einzelner Nerven von den übrigen abtrennt. Setzen sie dann ihre Tätigkeit noch fort, so ist ihre selbständige Beteiligung erwiesen.

Führt man diesen Versuch aus, so bemerkt man sofort, daß eine Durchtrennung des Zentralnervensystems nur dann ohne Einfluß auf die Atmung bleibt, wenn der trennende Schnitt entweder über oder unter der Kette von Nervenursprüngen bleibt, die für das Atmungsgeschäft in Frage kommen. Schneidet man z. B. das verlängerte Mark von der Brücke ab, so wird man als unmittelbare Folge wohl eine Unregelmäßigkeit der Atmung bemerken, in kurzer Zeit gleichen sich jedoch die Folgen des Eingriffs wieder aus, und die Atmung kehrt in alter Regelmäßigkeit zurück. Ebensowenig stören Schnitte durch das Lendenmark die Atmung. Sobald man aber den Schnitt in das Brustmark verlegt, werden alle unterhalb des Schnittes entspringenden Nervenfasern ihre Atemtätigkeit einstellen und legt man den Schnitt höher hinauf, schließlich gar an die Grenze von Hals- und Kopfmark, so werden außer den durch die Hirnnerven innervierten Muskeln überhaupt keine mehr an der Atemtätigkeit Anteil nehmen. Damit ist bewiesen, daß der Anstoß zu den Atmungserregungen von dem Rautenhirn ausgeht. Die fragliche Stelle muß sogar ziemlich tief im Rautenhirn, nahe seiner Verbindung mit dem Rückenmark liegen. Denn trennt man durch einen Schnitt den Kern des N. facialis von dem des Vagus, so wird nur die Atemtätigkeit des ersteren aufgehoben, während die übrigen Nerven ihre Tätigkeit fortsetzen.

Offenbar muß es durch eine systematische Schnittführung gelingen, die Lage dieses führenden Organs, welches den Namen Atemzentrum erhalten hat, genauer zu bestimmen, und derartige Versuche haben gelehrt, daß es zu suchen ist in der Gegend der Ursprungskerne des N. vagus, daß es aber nicht mit diesen identisch ist. Nach Gad und Marinescu (A. f. P. 1893, 175) ist dasselbe in dem Gebiet der Formatio reticularis zu suchen und besitzt zu beiden Seiten der Mittellinie eine nicht unbeträchtliche Ausdehnung. Da aus der Formatio reticularis zahlreiche Bahnen zentrifugaler Natur in das Rückenmark hinabsteigen, so würde sich die regulatorische Wirkung eines solchen Organs anatomisch verstehen lassen.

Durch die Zerstörung des Atemzentrums werden die Atembewegungen dauernd aufgehoben; der Warmblüter kann dann nur noch durch künstliche Respiration am Leben erhalten werden. Wird dieselbe unterbrochen, so treten Muskelkrämpfe, sog. Erstickungskrämpfe auf, die den Anschein von Atembewegungen erwecken können. Es ist daher von manchen Forschern die Möglichkeit einer spinalen Regulation der Atembewegungen offen gelassen worden. Doch wird man zugeben müssen, daß sichere Beweise hierfür fehlen. Vgl. Porter, J. of P. **17**, 1895, 455.

Die rhythmische Tätigkeit des Atemzentrums ist in hohem Grade abhängig von den an seinem Orte herrschenden chemischen und physikalischen Bedingungen. Erhöhung der Temperatur macht die Atembewegungen häufiger und flacher, ein Zustand, der als Tachypnoe bezeichnet wird. Sehr empfindlich ist ferner das Atemzentrum für Änderungen in der

Zusammensetzung des Blutes, unter welchen namentlich die Veränderungen in dem Gasgehalte genauer bekannt sind. Durch dieselben wird entweder eine Steigerung der Tätigkeit des Atemzentrums herbeigeführt, die man als Dyspnoe bezeichnet, oder eine Verminderung, Apnoe. Die normale rhythmische Tätigkeit (für den Menschen etwa 16 Atemzüge in der Minute) wird als Eupnoe bezeichnet. Jede Veränderung des Blutes in der Richtung einer stärkeren Venosierung führt zu Dyspnoe, die entgegengesetzte Änderung zur Apnoe, die bei möglichster Sättigung des Blutes mit Sauerstoff bis zum vorübergehenden Stillstand der Atmung sich steigern kann. Wie Versuche von Pflüger und Dohmen (A. g. P. **1**, 1868, 61) gezeigt haben, wird die Dyspnoe sowohl durch Vermehrung des Kohlensäuregehaltes, wie durch Verminderung des O-Gehaltes herbeigeführt, Veränderungen, von welchen die erste geschaffen werden kann durch Atmen einer kohlensäurereichen Luft, die zweite durch Atmen eines indifferenten Gases wie Stickstoff oder Wasserstoff. Daß es sich um eine direkte Wirkung dieser Blutmischungen auf das Atemzentrum handelt, wird angenommen auf Grund der Erfahrung, daß eine örtliche Änderung schon genügt, um die abnorme Atemmechanik auszulösen. Anämie des Gehirns wirkt ebenso wie Blutstauung in demselben oder wie Transfusion von Erstickungsblut in die Gehirnarterien (Fredericq, Bull. acad. Belg. [3] XIII, 1887, 417), gleichgültig, ob der übrige Körper des Tieres an dieser Änderung des Blutes teilnimmt oder nicht.

Neben dem Gasgehalt des Blutes muß aber auch den übrigen gelösten Substanzen ein Einfluß auf die Atembewegungen zugeschrieben werden. Zuntz und Geppert (A. g. P. **38**, 1886, 337 u. **42**, 1888, 189) fanden, daß das arterielle Blut arbeitender Tiere mehr Sauerstoff und weniger Kohlensäure enthielt als in der Ruhe. Die gesteigerte Atemtätigkeit konnte demnach in diesem Falle nicht einer venösen Beschaffenheit des Blutes zugeschrieben werden. Wahrscheinlich treten aus den arbeitenden Muskeln Stoffe unbekannter Art ins Blut, die das Atemzentrum erregen.

Auf Grund von Durchschneidungen der Hirn- und Rückenmarksnerven kam Rosenthal (Die Atembewegungen, Berlin 1862) zu dem Schlusse, daß die Tätigkeit des Atemzentrums durch zentripetale Impulse nicht bedingt, wohl aber modifiziert werde. Jeder zentripetale Nerv ist im stande auf die Atmung einzuwirken, und dasselbe geschieht durch Bahnen, die vom Gehirn absteigen. Sprechen, Singen, Schreien, Blasen, sind modifizierte Atembewegungen. Es ist bekannt, daß sich der Rhythmus der Atembewegungen willkürlich vertiefen oder verflachen, beschleunigen oder verlangsamen, ja selbst ganz aufheben läßt; letzteres indessen immer nur für kurze Zeit.

Reizung zentripetaler Nerven führt zu sehr verschiedenartigen Störungen der Atmung. Eine häufige Erscheinung sind vorübergehende Atemstillstände, so bei schmerzhaften Reizungen, beim Kältereiz, beim Eintauchen

größerer Körperflächen in Wasser. Sehr konstant und charakteristisch ist der Atemstillstand, der durch Reizung der Nasenäste des Trigeminus herbeigeführt werden kann (Hering und Kratschmer, Wien. Ber. **62,** 1870, 147, Tappeiner, A. e. P. **37,** 1896, 325). Derselbe ist begleitet von Herzstillstand, wie bereits S. 89 erwähnt wurde.

Besonders mächtige Einflüsse werden vom N. vagus auf das Atemzentrum ausgeübt. Durchschneidung oder besser Durchfrierung beider Vagi (Gad, A. f. P. 1880, 1) macht die Atmung langsam und tief, gleichsam mühsam. Überlebt ein Warmblüter die doppelseitige Durchschneidung, wie das neuerdings den Bemühungen Pawlows gelungen ist, so stellen sich normale Atemfrequenzen selbst nach Monaten nicht wieder her. (Katschkowsky, A. g. P. **84,** 1901, 6.)

Man faßt daher diese Änderung auf als bedingt durch den Ausfall zentripetaler Impulse, die beständig in der Vagusbahn nach dem Atemzentrum gelangen. Die Annahme wird wahrscheinlich durch die Ergebnisse der Vagusreizung, besonders aber durch die sogleich zu erwähnenden regulierenden Funktionen des Vagus. Reizt man den zentralen Stumpf eines durchschnittenen Vagus, so sind die Ergebnisse sehr mannigfaltig und schwer vorauszusagen. Doch tritt in vielen Fällen Beschleunigung der Atmung auf (vgl. Boruttau, A. g. P. **61,** 1895, 39 u. **65,** 1897, 26). Viel wichtiger als die Erfolge künstlicher Reize sind die von Hering und Breuer (Wien. Ber. **58,** 1868, 909) aufgedeckten Funktionen des unversehrten Nerven. Sie fanden, daß künstliche Entfaltung (Aufblasen) der Lunge sofort eine Exspirationsbewegung mit langer Pause, Kollaps der Lunge dagegen exzessive Inspiration hervorruft. Durchschneidung der Vagi hebt diese Reflexe völlig auf. Es ist daher die Annahme gerechtfertigt, daß der Vagus die Atembewegungen beständig, bald im inspiratorischen, bald im exspiratorischen Sinne beeinflußt mit dem Erfolge, daß unter normalen Verhältnissen extreme Exkursionen vermieden werden. Indessen ist, trotz vieler Bemühungen eine befriedigende Einsicht in diesen verwickelten Mechanismus bis jetzt noch nicht erreicht.

Manche dieser zentripetal bewirkten Modifikationen der Atmung treten in Form eigentümlicher Reflexe auf, die als Husten, Niesen, Gähnen, Seufzen, Schluchzen etc. bezeichnet werden.

Messung des Gaswechsels. Eine besondere Aufgabe im Gebiet der Atmungslehre ist die Bestimmung der absoluten Größe des Gaswechsels. Zu ihrer Lösung dienen verschiedene Formen von Respirationsapparaten, von denen namentlich zwei eine vielseitige Anwendung gefunden haben: der Apparat von Regnault und Reiset und der von Pettenkofer und Voit. Fig. 27 auf S. 125 stellt eine von Haldane (J. of P. **13,** 1892, 419) angegebene Modifikation des letzteren Apparates dar, wie er für kleinere Tiere mit Vorteil benützt wird.

Das Tier, ein Kaninchen, befindet sich in einem luftdicht schließenden Kasten K, durch welchen ein ventilierender Luftstrom mittelst einer Wasserstrahlpumpe gesogen und von einer Gasuhr U gemessen wird. Das Tier gibt an den Luftstrom Wasser und Kohlensäure ab, deren Messung dadurch ermöglicht wird, daß die Luft vor ihrem Eintritt in den Kasten von diesen beiden Gasen befreit wird. Zu diesem Ende wird sie zuerst durch ein Rohr geleitet, in dem sich mit Schwefelsäure getränkte Bimssteinstückchen befinden. Hier wird der Wasserdampf absorbiert. Die Luft geht sodann durch ein zweites, mit Natronkalk beschicktes Rohr, wobei sie ihre Kohlensäure abgibt, freilich auch etwas Wasser aus dem feuchten Natronkalk aufnimmt. Um auch dieses Wasser zu entfernen, passiert sie schließlich noch eine dritte Röhre, wie die erste mit Bimsstein und Schwefelsäure gefüllt. Die Luft tritt also trocken und kohlensäurefrei in den Kasten ein und verläßt denselben angewärmt, feucht und kohlensäurehaltig. Sie tritt dann durch eine der eben beschriebenen völlig gleiche Absorptionsvorrichtung, in der ihr der Wasserdampf und die Kohlensäure wieder ent-

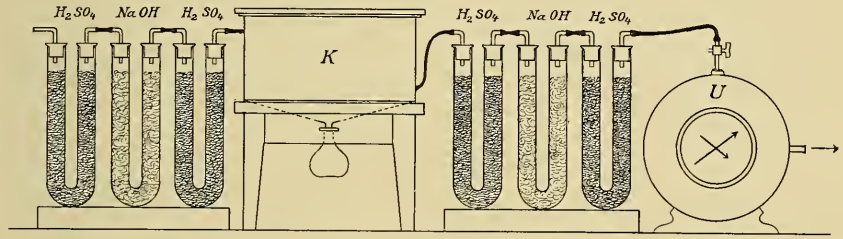


Fig. 27. Respirationsapparat nach Haldane und Gürber, J. of P. 15, 1893, 449.

zogen werden. Aus der Gewichtszunahme der Absorptionsröhren werden die abgegebenen Mengen der beiden Gase bestimmt.

Bestände nun der Atmungsprozeß nur in der Abgabe von Wassergas und Kohlensäure, so müßte das Tier einen den abgegebenen Mengen dieser Gase gleichen Gewichtsverlust erleiden. In Wirklichkeit findet man indessen den Gewichtsverlust stets kleiner, aus dem einfachen Grunde, weil nebenher noch Sauerstoff aufgenommen wird, oder, wie man das auch ausdrücken kann, weil zu der abgegebenen Kohlensäure das Tier nur den Kohlenstoff geliefert hat, während der Sauerstoff (wenigstens zum größten Teil) aus der Atmosphäre stammt. Die Differenz zwischen den abgegebenen Gasmengen und dem Gewichtsverlust des Tieres ist daher gleich der Menge des aufgenommenen Sauerstoffes.

Pettenkofer, welcher diese Überlegung zuerst anstellte, hat seinen Respirationsapparat für Versuche am Menschen eingerichtet. Er war daher genötigt, die entsprechend bemessene Respirationskammer so reichlich zu

ventilieren, daß die Trocknung und Entfernung der Kohlensäure für das ganze Quantum der Ventilationsluft untunlich war. Er begnügte sich, aus der abgesogenen Luft einen Teilstrom abzuleiten und zu analysieren und ebenso einen Teilstrom aus der in die Respirationskammer einströmenden Luft (Münch. Ber. **9**, 1862, 232. Ann. d. Ch. u. Ph. 1862/63, Suppl. II, 17). Die beschriebene Methode verzichtet auf eine direkte Bestimmung der Sauerstoffzehrung; sie erschließt dieselbe aus Gewichtsdifferenzen. Berücksichtigt man das geringe spezifische Gewicht der Gase (1 cm^3 O_2 wiegt 1,43 mgr), so ersieht man, daß die Bestimmung des Sauerstoffs mit ziemlich großen Fehlern behaftet sein muß.

Es scheint somit die ältere im Prinzip schon von Lavoisier benützte, aber erst von Regnault völlig ausgebildete Methode den Vorzug zu verdienen. Sie besteht darin, das Tier, dessen Atmung gemessen werden soll, luftdicht in einen Kasten einzuschließen, dessen Luft in beständiger Zirkulation erhalten wird; hierbei wird ihr die vom Tier gebildete Kohlensäure stets wieder entzogen. Die zweite Veränderung der eingeschlossenen Luftmenge, ihre Verarmung an Sauerstoff, kann dadurch wieder wett gemacht werden, daß man die Druckverminderung, die infolge der Absorption des Sauerstoffes entsteht, benützt, um neuen Sauerstoff in die Respirationskammer übertreiben zu lassen. Zu dem Ende wird ein Sauerstoffgasometer mit Wasserventil mit der Respirationskammer in Verbindung gesetzt. (Ann. de chim. et phys. Sér. 3, t. 26, Paris 1849.)

So trefflich diese Methode ausgedacht ist, so haftet ihr doch der namentlich bei langdauernden Versuchen schwer vermeidbare Mangel an, daß es nicht möglich ist, die Luft in der Respirationskammer auf konstanter Zusammensetzung zu erhalten. Darmgase und Hautausdünstung verschlechtern die Luft, auch ist die völlige Entfernung der Kohlensäure schwierig. Man wird daher je nach der Natur der Aufgabe den einen oder anderen Apparat zu wählen haben.

Mit dem in Fig. 27 abgebildeten Apparat ist schon vor Beginn der Vorlesung ein Versuch in Gang gesetzt worden. Derselbe wird nach einer Stunde unterbrochen und die Wägungen ergeben:

Abgegebener Wasserdampf . . .	1,83 gr
Abgegebene Kohlensäure	1,78 „
Summe der Ausgaben	3,61 gr
Gewichtsverlust des Tieres . . .	2,3 „
Sauerstoffaufnahme	1,3 gr

Vor Eintritt in die Diskussion dieser Resultate wird man sich von der Körpergröße des Tieres, die doch ein zufälliges Moment darstellt, unabhängig machen, indem man die gefundenen Zahlen durch das Gewicht des Tieres dividiert. Man erhält dann:

Kohlensäurebildung pro Kilo und Stunde 1,11 gr
Sauerstoffzehrung „ „ „ „ 0,81 „

Für diese Gewichts- und Zeiteinheit findet man gewöhnlich die von den verschiedenen Untersuchern gewonnenen Resultate angegeben, so daß sie untereinander vergleichbar sind. So finden sich z. B. in den Versuchen von Regnault und Reiset für Kaninchen die Werte

Kohlensäurebildung pro Kilo und Stunde 0,68—1,4 gr
Sauerstoffzehrung „ „ „ „ 0,73—1,1 „

Der Grund, warum diese Zahlen trotz Aussonderung des zufälligen Momentes der Körpergröße noch immer innerhalb ziemlich weiter Grenzen schwanken, liegt in verschiedenen Einflüssen, von denen folgende erwähnt seien:

1. Zunächst kann die Größe des Tieres nicht dadurch aus den Resultaten eliminiert werden, daß man die gefundenen Gasmengen durch das Körpergewicht dividiert. Freilich ist der Gaswechsel eines großen Tieres größer als der eines kleinen Tieres, aber die Zunahme ist keine proportionale. Es zeigt sich vielmehr zwischen Körpergewicht und Gaswechsel genau derselbe Zusammenhang, wie zwischen jenem und der Wärmeproduktion, d. h. kleine Tiere haben einen Gaswechsel, der, auf die Einheit des Körpergewichts bezogen, lebhafter ist als bei großen Tieren. Man wird auch hier den Grund in der relativ größeren Oberflächenentwickelung kleiner Tiere vermuten dürfen, die zu stärkerem Wärmeverlust und dadurch wieder zu einem regeren Stoffwechsel führt. Rubner, Biol. Ges., Marburg 1887, S. 17 und 18.

2. Neben der Größe eines Tieres spielt indessen zweifellos die Rasse und die Spezies eine Rolle. Dies tritt am deutlichsten hervor, wenn man Tiere verschiedener Art aber gleichen Körpergewichts vergleicht, wie z. B. Rubner, der den Stoffwechsel eines Hundes, eines Kaninchens und eines Huhnes von je 3 Kilo untersucht, und die spezifische (auf das Kilogramm berechnete) Sauerstoff-Zehrung beim Hunde am größten gefunden hat (Z. f. B. **19**, 1883, 556). Besonders auffallend ist der Unterschied im Gaswechsel zwischen warm- und kaltblütigen Tieren und dies führt von selbst auf die Betrachtung des Einflusses, den die Temperatur, innere wie äußere, auf den Gaswechsel ausübt, eine Betrachtung, die indessen besser auf eine Übersicht der Wärmeregulierung verspart wird. Jedenfalls kann schon hier gesagt werden, daß die Außentemperatur, die während des Versuches herrscht, von großem Einfluß auf das Resultat ist und daher wohl beachtet werden muß.

3. Von sehr großem Einfluß auf die Größe des Gaswechsels ist ferner die Tätigkeit der Muskeln. Bei völliger Muskelruhe, namentlich im Schlafe, sinkt der Gaswechsel auf ein Minimum herab; körperliche Arbeit treibt ihn dagegen empor, namentlich wächst die Ausscheidung der Kohlensäure,

die auf das vielfache des Ruhewertes ansteigen kann. Vgl. E. Smith, Phil. Trans. 149, II, 1859, 681; Katzenstein, A. g. P. **49**, 1891, 380; Johansson, Sk.-A. **11**, 1901, 273 und **13**, 1902, 229. Weiteres hierüber im 10. Teil.

4. Die Größe des Gaswechsels insbesondere die Sauerstoffaufnahme steht unter dem Einfluß des N. vagus, wie Henriquez Sk. A. **4**, 1892, 194 und Maar, Ebenda **13**, 1902, 269 nachgewiesen haben.

5. Die Art der aufgenommenen Nahrung verändert den Gaswechsel in charakteristischer Weise. Es liefert daher der Respirationsversuch wichtige Anhaltspunkte für die Beurteilung der Stoffe, die im Körper zur Verbrennung gelangen und bildet einen unerläßlichen Teil jeder systematischen Untersuchung des Stoffwechsels. Es hängt dies, wie S. 14 bereits angeführt wurde, damit zusammen, daß erstens die Nahrungsstoffe zu ihrer vollständigen Verbrennung um so größere Mengen Sauerstoff gebrauchen, je weniger sie davon im Molekül enthalten und daß zweitens der im Molekül vorhandene, wie auch der aus der Atmosphäre aufgenommene Sauerstoff teils zur Oxydation von Kohlenstoff, teils von Wasserstoff verwendet wird. So enthalten z. B. die Kohlehydrate, wie schon ihr Name anzeigen soll, so viel Sauerstoff, als zur Oxydation ihres Wasserstoffs erforderlich ist. Sie bedürfen daher zu ihrer Verbrennung nur noch jener Sauerstoffmenge, die zur Oxydation des Kohlenstoffs nötig ist. Wie bekannt, ist aber die hierbei entstehende Kohlensäure ihrem Volum nach gleich dem verbrauchten Sauerstoff. Nennt man das Verhältnis zwischen der gebildeten Kohlensäure und dem verbrauchten Sauerstoff, beide in Volumina gemessen, den respiratorischen Quotienten, so ist dessen Wert bei der Verbrennung der Kohlehydrate gleich eins.

Bei den Fetten, die eine zur Verbrennung ihres Wasserstoffs nicht zureichende Menge Sauerstoff enthalten, wird ein Teil des bei der Verbrennung aufgenommenen Sauerstoffs zur Oxydation von Wasserstoff verbraucht und der Respirationsquotient muß daher kleiner als eins sein.

Zur Berechnung seines Wertes dient folgende Überlegung. Nimmt man als Beispiel ein Fett von genau bekannter Zusammensetzung, wie z. B. den gesättigten Stearinsäureester des Glyzerins, das Stearin, so besteht dasselbe aus 76,5 % C, 12 % H und 11,5 % O.

Zur Verbrennung von	76,5	Teilen	C	bedarf es	$76{,}5 \times {}^{8}/_{3}$ O = 204 O
„ „	12	„	H	„	„ 12×8 O = 96 O
				Summe	300 O
				davon ab bereits vorhandener O	11,5 O
				bleibt Sauerstoffbedarf für die Verbrennung	288,5 O

Durch Multiplikation von 204 mit 700[1]) erführe man das zur Kohlensäurebildung nötige Sauerstoffvolum, also auch das dabei entstehende Volum der Kohlensäure und ebenso aus 288,5 × 700 das zur vollständigen Verbrennung erforderliche Sauerstoffvolum. Zur Bestimmung des respiratorischen Quotienten ist daher die Multiplikation beider Zahlen mit 700 nicht notwendig, sein Wert ist gleich dem Quotienten 204/288,5 = 0,707.

Durch einen ähnlichen, aber etwas verwickelteren Kalkül findet man den respiratorischen Quotienten für Eiweiß zu rund 0,8. (Vgl. Zuntz, A. g. P. **68**, 1897, 204.)

Man sieht demnach, daß jeder der drei wesentlichen Nahrungsstoffe sich aus seinem charakteristischen respiratorischen Quotienten erkennen läßt, sobald Sauerstoffzehrung und Kohlensäurebildung bekannt sind.

Betrachtet man im Lichte dieser Erörterungen die Resultate des gestrigen Versuchs, so findet man für den respiratorischen Quotienten

$$\frac{1{,}78 \times 508{,}5\,CO_2}{1{,}31 \times 700\quad O_2} = \frac{905\,CO_2}{917\quad O_2} = 0{,}987,^{2})$$

ein Wert, der von 1 nur sehr wenig verschieden ist. Es kann somit behauptet werden, daß das Versuchstier innerhalb der Versuchsstunde im wesentlichen Kohlehydrate verbrannt hat und daneben noch eine kleine Menge einer Substanz von kleinerem respiratorischen Quotienten. Diese Substanz dürfte wohl Eiweiß sein, von dem bekannt ist, daß seine Ausscheidung niemals stillsteht. Daß das mit Rüben gefütterte Tier vorwiegend Kohlehydrate verbrennt, kann als den Erwartungen entsprechend bezeichnet werden.

Es verdient besondere Erwähnung, daß die Größe des Gaswechsels innerhalb gewisser Grenzen unabhängig ist von der Menge des im Blute vorhandenen Sauerstoffs. Verdrängt man bei Kaltblütern das Blut möglichst durch eine indifferente Salzlösung, so bleibt die Größe ihres Gaswechsels unverändert (Oertmann, A. g. P. **15**, 1877, 381). Ebenso fanden Pembrey und Gürber (J. of P. **15**, 1894, 449), daß die stärksten, vom Warmblüter noch ertragbaren Aderlässe mit oder ohne nachfolgender Transfusion indifferenter Salzlösung nicht zu einer merklichen Änderung des Gaswechsels führen.

Es würde übrigens irrig sein, zu glauben, daß in allen Fällen verminderten Gehalts des Blutes an Hämoglobin bzw. an Sauerstoff auch die Spannung des letzteren notwendig vermindert sein müßte. Wie die Versuche von Bohr lehren, ist der Organismus im stande, nach Blutverlusten den spezifischen Sauerstoffgehalt im Arterienblute zu erniedrigen, wodurch die Spannung des noch vorhandenen Sauerstoffs erhöht wird. Ähnlich verhält es sich bei der Atmung sauerstoffarmer oder -reicher Gasgemische,

[1]) 700 ist das Normalvolum der Masseneinheit Sauerstoff.
[2]) 508,5 „ „ „ „ „ Kohlensäure.

wobei ebenfalls, solange die Abweichung von der normalen Zusammensetzung nicht zu groß wird, der Gaswechsel unverändert fortbestehen kann und entsprechende Änderungen im spezifischen Sauerstoffgehalte eintreten. (Vgl. Loewy, A. f. P. 1892, 545; Bohr, Sk. A. **3**, 1891, 101; Tobiesen, ebenda, **6**, 1895, 273; Lorrain-Smith, J. of P. **24**, 1899, 1.) In allen diesen Fällen handelt es sich um eine Reaktion des Organismus gegenüber dem Wechsel der äußeren Lebensbedingungen, durch die er sich von denselben unabhängig macht.

Wie leicht ersichtlich, läßt sich aus den Ergebnissen des Respirationsversuches über die Menge der verbrannten Nahrungsstoffe nur dann eine bestimmte Angabe machen, wenn der gefundene Respirations-Quotient den Wert 0,7 oder 1,0 hat. Liegt er zwischen diesen Grenzen, so läßt sich höchstens abschätzen, welche Stoffe vorwiegend zersetzt worden sind. Erst die Bestimmung des Stickstoffs in Nahrung und Ausscheidungen gestattet, wie später gezeigt werden wird, im Verein mit der Messung des Gaswechsels ein sicheres Urteil über die Art und Menge der verbrannten Stoffe.

Nach den Ausführungen in den einleitenden Vorlesungen ist der Energieverbrauch eine Funktion der umgesetzten Nahrungsstoffe bezw. Körpersubstanzen. Es hat daher den Anschein, daß aus dem Respirationsversuche allein noch keine sicheren Folgerungen auf den Energieverbrauch gezogen werden können, weil die Verbrennungswärmen, die einem gr ausgeschiedenen Kohlenstoffs bezw. verzehrten Sauerstoffs entsprechen, verschieden sein werden, je nach dem verbrannten Material. Eine annähernde Schätzung ist indessen, wie folgt, möglich:

Es repräsentiert nach Rubner (Z. f. B. **21**, 1885, 363/364) jedes Gramm

	ausgeschiedenen Kohlenstoffs	Verhältniszahlen:	verbrauchten Sauerstoffs	Verhältniszahlen:
bei Verbrennung von Rohrzucker	9,5 Kal.	100	3,56 Kal.	118,6
„ „ „ Muskelfleisch	10,2 „	107	3,00 „	100
„ „ „ Fett	12,3 „	129,5	3,27 „	109

Wie man sieht, weichen die kalorischen Werte des Sauerstoffs weniger voneinander ab, als die der Kohlensäure. Kenntnis der Sauerstoffzehrung gestattet demnach eine annähernde Bestimmung des gesamten Energieverbrauchs. Ein solcher Überschlag ist in allen den Fällen von großem Werte, in denen aus irgend welchen Gründen die Ausführung von Stoffwechselversuchen oder kalorischen Messungen untunlich ist.

Die weitere Erörterung der einschlägigen Fragen auf die Besprechung des Gesamtstoffwechsels und der Wärmeregulation versparend, seien zum Schlusse der Lehre von der Atmung eine Anzahl eigentümlicher Einrichtungen kurz besprochen, die sich in dem Atmungsorgan finden und die Bedeutung von Schutzapparaten haben.

Zu diesen Einrichtungen sind zunächst die Reflexe zu zählen, welche wie das Nießen, Räuspern und Husten die Entfernung von Fremdkörpern oder von Schleim aus den Luftwegen bewirken. Daß sich Husten, namentlich krampfhafter Husten leicht mit Brechbewegungen verbindet, ist bekannt. Auch dieser Reflex kann die Entfernung von Fremdkörpern beschleunigen.

Weiter gehören hierher die Einrichtungen zur Vorwärmung und Befeuchtung der Luft, die einerseits in einer reichlichen Blutzufuhr zu den Schleimhäuten der Atmungswege und anderseits in einer andauernden, unter Umständen profusen Schleimsekretion bestehen. Auf diese Weise wird es erklärlich, daß die Luft schon nahezu auf Körpertemperatur erwärmt und mit Wasser fast gesättigt in die Luftröhre gelangt, wodurch die Gefahr einer Austrocknung der zarteren Teile des Lungengewebes selbst bei tiefster und raschester Atmung vermieden ist. Daß Körperwärme und Wassersättigung der Luft sehr bald erreicht werden, ergibt sich aus Versuchen, in denen Luft durch eine Nasenöffnung ein- und durch die andere wieder ausgesogen wird. Nach dieser Passage durch beide Nasenhöhlen erscheint die Luft auf über 30^0 erwärmt und nahezu gesättigt wieder (R. Kayser, A. g. P. **41**, 1887, 127).

Eine weitere Eigentümlichkeit der Luftwege in den Lungen ist ihr Reichtum an glatten Muskelzellen, die unter Herrschaft des N. vagus stehen, deren Bedeutung aber noch eine sehr dunkle ist (vgl. Einthoven, A. g. P. **51**, 1892, 367).

Endlich ist hier zu erwähnen der Transport des in den Luftwegen gebildeten Schleimes und der in ihm eingebetteten Staubteilchen durch die Flimmerbewegung der Epithelien. Dieselbe befördert den Inhalt der Luftwege aus der Lunge gegen den Kehlkopf, aus der Nasenhöhle gegen den Schlund.

Eine andere Form des Transportes findet statt, wenn feste Teilchen so tief in die Lunge geraten, daß sie die untere Grenze des Flimmerepithels überschreiten. Solche Körper werden, wenn transportabel, durch die Lymphgefäße aufgenommen, wobei voraussichtlich die Lymphzellen eine Rolle spielen. Auf diesem Wege gelangen sie schließlich in die Lymphdrüsen der Lungenwurzel, wo sie sich, wenn in größerer Menge vorhanden, schon durch die eigentümliche Färbung dieser Drüsen verraten (Vgl. die sog. Kohlen-, Eisen-, Steinlungen etc.).

Sechster Teil.

Verdauung.

In der Lehre vom Kreislauf, von der Lymphbewegung und der Atmung konnten gewisse, in allen Teilen des menschlichen Körpers sich abspielende Prozesse zusammenfassend besprochen werden, weil die beiden Flüssigkeiten, in denen sie stattfinden, eine örtlich wenig wechselnde Zusammensetzung aufweisen.

Es wäre nun die Aufgabe einer weiter eindringenden Untersuchung, festzustellen, welche Veränderungen besonderer Art an den einzelnen Orten stattfinden, teils in den Flüssigkeiten, teils in den Zellen. Von der Verwirklichung dieser Aufgabe ist die Forschung aber noch weit entfernt. Einerseits handelt es sich zumeist um so geringe Mengen spezifischer Stoffe, daß die chemische Analyse machtlos ist, anderseits steht der Verfolgung der Vorgänge in den Zellen die Schwierigkeit entgegen, daß eine Gewinnung der fraglichen Stoffe nur unter Zerstörung der Zelle möglich erscheint, wobei dann jede Sicherheit fehlt, daß man es mit den unveränderten Stoffen zu tun hat. Soweit trotzdem Aufschlüsse gewonnen worden sind, werden sie am geeigneten Orte Erwähnung finden.

Glücklicherweise bietet sich eine Möglichkeit, in die Leistungen der Gewebe und Zellen weiter einzudringen, in dem Studium jener Organe, die als Drüsen bezeichnet werden. Gewisse Produkte ihres Stoffwechsels, die als Abscheidungen oder Sekrete bekannt sind, treten nämlich nicht in das Blut oder die Lymphe über, sondern schlagen besondere Wege ein, wodurch es möglich wird, sie unvermischt und meist in genügender Menge zu gewinnen. Es ist damit nicht gesagt, daß die Stoffwechselprodukte der Drüsenzellen nur auf dem Wege dieser Abscheidungen abgeführt werden; ein Teil geht zweifellos ins Blut, bezw. in die Lymphe. Aber auch so ist die Untersuchung der Sekrete noch immer von sehr großer Bedeutung für die Erkenntnis der Zellentätigkeit.

Besonders reichlich und zugleich sehr verschiedenartig sind die Abscheidungen, die sich in den Verdauungskanal ergießen. Aus ihrer Untersuchung läßt sich daher ein guter Einblick in die Natur der Drüsentätigkeit und die Beschaffenheit der Absonderungen überhaupt gewinnen, zugleich aber auch erfahren, welche Veränderungen die Nahrung vor ihrer Aufnahme in die Körpersäfte erleidet. Die weitgehende Arbeitsteilung, durch die sich die Zellen der höher entwickelten Lebewesen auszeichnen, bringt es mit sich, daß die Auswahl, Vorbereitung und Aufnahme der Nahrung den einzelnen Zellen zum großen Teil abgenommen ist und durch ausgedehnte, der besonderen Aufgabe angepaßte Organe durchgeführt wird. Man kann also sagen, daß hier Zellfunktionen zu Organfunktionen geworden sind.

Unter diesen Umständen wird es sich empfehlen, neben der Untersuchung der Absonderungen auch gleich auf die Veränderungen einzugehen, die der Inhalt des Verdauungskanals durch sie erfährt, da sich gerade durch diese Veränderungen die Beschaffenheit der Säfte am besten kennzeichnen läßt. Es sollen daher im folgenden die Erscheinungen der Absonderung und Verdauung im Zusammenhange behandelt werden.

Die Verdauung beginnt mit der Einführung der zu genießenden Stoffe in die Mundhöhle, die bei Flüssigkeiten durch Saugen oder Eingießen, bei fester Nahrung durch Ergreifen und Beißen mit den Zähnen oder durch Einführen mit der Hand geschieht. Auf diese bald aktive, bald passive Rolle der Mundteile bei der Aufnahme der festen und flüssigen Kost beziehen sich in letzter Linie die Ausdrücke Fressen und Essen, Saufen und Trinken.

Im ersten Lebensjahr ist der Mensch auf flüssige Kost angewiesen, die er durch Saugen aufnimmt. Dabei umschließen die Lippen und zahnlosen Kiefer die mütterliche Brustwarze oder deren Surrogate so dicht, daß ein Eindringen von Luft zwischen beiden verhindert wird, trotz der erheblichen negativen Drücke, die während des Saugens in der Mundhöhle erzeugt werden. Hierzu ist zu bemerken, daß ein schwacher negativer Druck von einigen mm Hg. schon in der Norm in der Mundhöhle herrscht, weil in der Ruhe der Unterkiefer nicht durch Muskelzug, sondern durch Kapillarität an dem Oberkiefer haftet und dabei durch seine Schwere einen Zug an der trennenden kapillaren Flüssigkeitsschicht ausübt. Dieser negative Druck kann aber dann durch Aushöhlung der Zunge und Zurückziehen derselben noch wesentlich gesteigert werden. Es können negative Drücke bis zu $^1/_5$ Atmosphäre auf diesem Wege erzeugt werden. Durch wiederholte Saugbewegungen mit nachfolgendem Schlucken der verdünnten Luft kann nahezu Luftleere erzeugt werden.

Das Kauen. Feste Nahrung unterliegt zunächst einem Zerkleinerungsprozeß durch die Zähne, die je nach ihrer Form und dem Zusammenwirken der beiden Zahnreihen bald zerschneidend nach Art von

Meißeln, Zangen oder Scheren, bald mahlend, wirken. Erstere Art der Zerkleinerung ist charakteristisch für den Fleischfresser. Sie prägt sich aus nicht nur in der Form und Stellung der Zähne, sondern auch in der Beschaffenheit der Kiefergelenke, die sich der Gestalt reiner Scharniergelenke nähern. Im Gegensatz dazu ist das Gebiß des Pflanzenfressers ein vorwiegend mahlendes, die Zähne haben breite aufeinander schleifende Mahlflächen und die Kiefergelenke gestatten nicht nur Drehungen, sondern auch Parallelverschiebungen. Beim Menschen stehen Gebiß und Form des Kiefergelenks ungefähr in der Mitte zwischen den genannten beiden Extremen.

Die Bewegung der Kiefer erfolgt durch die Kaumuskeln, doch spielen bei dem Kaugeschäft auch die Muskeln der Zunge, der Lippen und Wangen eine wichtige Rolle, da sie die zu zerkleinernden Substanzen zwischen die Zähne schieben. Von den Kaumuskeln haben der Masseter und der innere Flügelmuskel, sowie die vorderen Faserursprünge des Temporalis eine mehr oder weniger rein anziehende Wirkung. Der äußere Flügelmuskel zieht dagegen seinen Kieferast nach innen und vorn, die hinteren Fasern des Temporalis ziehen nach rückwärts. Die an dem Kaugeschäft beteiligten zentrifugalen Nerven sind der Trigeminus, Facialis und Hypoglossus.

Das Einspeicheln. Mit dem Kauen ist verbunden die Durchdringung der Nahrung mit den Abscheidungen der zahlreichen Drüsen, die sich in die Mundhöhle öffnen. Alle diese Abscheidungen zusammen bilden eine Flüssigkeit, die man als gemischten Mundspeichel bezeichnet. Derselbe besteht im wesentlichen aus Wasser und aus einer nur sehr geringen Menge von Salzen und organischen Substanzen. Die letzteren genügen aber, um ihm eine eigentümlich zähe, fadenziehende, beim Eintrocknen klebrige Beschaffenheit zu verleihen. Der Stoff, der in besonderem Maße diese Eigenschaften besitzt, heißt Schleimstoff oder Mucin. Indem er sich der Nahrung beimengt, macht er sie schlüpfrig, so daß sie ohne große Reibung über die Schleimhaut hinweggleitet. Er schützt gleichzeitig die Schleimhaut vor mechanischen Verletzungen und infolge der sehr verlangsamten Diffusion vor ätzenden Einwirkungen. Daneben spielt die lösende Wirkung des Speichelwassers eine nicht zu unterschätzende Rolle und endlich finden sich im Speichel Stoffe, die eine spezifische Wirkung auf gewisse Bestandteile der Nahrung entfalten, wie sogleich näher zu besprechen sein wird.

Das Schlucken. Die gekaute und von Speichel durchfeuchtete Nahrung wird nunmehr durch die Muskeln der Zunge, der Wangen und Lippen zum Bissen geballt und durch den Schluckakt in den Magen befördert. Das Schlucken besteht aus einer wellenartig von der Mundhöhle bis zum Magen fortschreitenden Zusammenziehung der Muskeln, die diesen Abschnitt des Verdauungskanals umgeben. Das Eigentümliche dieser Peristaltik besteht darin, daß sie in den einzelnen Stücken des Kanals mit verschiedener Geschwindigkeit fortschreitet und zwar um so langsamer,

je näher sie dem Magen kommt. Dies ist bedingt durch die verschiedene Beschaffenheit der Muskeln in den einzelnen Abschnitten, die im obersten Teil quergestreift, unten glatt, in der Mitte gemischt sind.

In der Regel werden an dem Schluckakt drei Abschnitte unterschieden, deren erster die Bewegung des Bissens aus der Mundhöhle in den Anfang des Rachens, der zweite die Bewegung durch den Rachen und die dritte die Bewegung durch die Speiseröhre umfaßt. Diese Unterscheidung hat indessen nur eine anatomische Bedeutung, der Schlingakt selbst verläuft in einem Stück ohne Unterbrechung. Eine vollständige Klarlegung des verwickelten Bewegungsvorganges steht noch aus, doch lassen sich wesentliche Merkmale desselben angeben.

Der Schluckakt beginnt mit der Unterbrechung der Kaubewegung und mit Stillstand der Atmung. Sodann wird durch den Mylohyoideus die Zunge gegen den Gaumen gedrückt und dadurch der Bissen nach rückwärts geschoben, wobei er durch den Isthmus faucium in die Rachenhöhle eintritt. Nunmehr wird dieser Raum sowohl nach der Nasenhöhle wie gegen den Kehlkopf geschlossen, ersteres durch Stellung des Gaumensegels und Stützung seines freien Randes durch den Constrictor faucium superior, letzteres durch Zusammenlegung der aryepiglottischen Falten und Überwölbung des Kehlkopfes durch die Basis der Zunge. Die Bewegung des Kehlkopfes nach vorn und oben ist dabei von außen leicht zu fühlen. Indem nun gleichzeitig der Rachenraum durch die kräftige Wirkung der genannten Muskeln, namentlich der Schlundkopfschnürer, verengt wird, ist der Bissen gezwungen, nach der einzigen Seite auszuweichen, wo der Kanal noch schlaffe Wände besitzt, nach der Speiseröhre. Der ganze hier umständlich beschriebene Bewegungsvorgang findet nun in Wirklichkeit in raschester Folge statt, so daß der Bissen mit großer Geschwindigkeit den Kreuzungspunkt mit der Respirationsbahn durcheilt und in der Regel seinen Weg ohne Verzug bis in den Magen fortsetzt. In der Tat läßt sich nachweisen, daß nicht nur alle Flüssigkeiten, sondern auch breiige Substanzen, selbst feste Teile von kleinem Volum durch die Wirkung der genannten Organe direkt bis in den Magen befördert werden und nicht auf den Transport durch die Erregungswelle angewiesen sind, welche im Anschluß an die soeben geschilderten Bewegungen durch den Ösophagus weiterwandert. Letztere kommt erst etwa 6 Sekunden nach Beginn des Schluckaktes im Magen an, wobei sie die in der Speiseröhre etwa noch vorhandenen Speisereste nachräumt (Vgl. Cannon und Moser, Am. J. of P. **1**, 1898, 435). Nur voluminöse Bissen sind auf dem ganzen Wege auf den Transport durch die Erregungswelle angewiesen und bedürfen daher auch der vorgenannten viel längeren Zeit.

Die Schluckbewegung ist ein Reflex, der von gewissen Stellen der Schleimhaut ausgelöst wird und, einmal eingeleitet, durch den Willen nicht modifiziert werden kann. Beteiligt sind hierbei die zentripetalen und

zentrifugalen Fasern des Glossopharyngeus und Vagus und außerdem auch zentrifugale Fasern des Hypoglossus und Trigeminus (Mylohyoideus).

Daß die peristaltische Aufeinanderfolge der Kontraktionen in den einzelnen Abschnitten durch das Nervensystem geregelt wird, folgt aus der Erfahrung, daß das Fortschreiten der Bewegung nicht verhindert ist, wenn die Speiseröhre durchschnitten wird. Neben den erregenden können indessen auch hemmende Impulse stattfinden. Folgen, wie beim Trinken von größeren Flüssigkeitsmengen, eine Anzahl von Schluckakten rasch aufeinander, so schließt sich den Kontraktionen der Schlundmuskeln die peristaltische Welle in der Speiseröhre nicht an, wenn auf den ersten Schluck sofort ein zweiter und dritter u. s. w. folgt. Erst wenn der letzte Schluck erfolgt ist, pflanzt sich die Bewegung in der früher beschriebenen Weise bis zum Magen fort (Kronecker und Meltzer, A. f. P. 1883, Suppl. 328; Kronecker und Lüscher, Arch. ital. de biol. **26**, 1896, 308).

Einer besonderen Betrachtung bedarf noch der Speichel, seine Herkunft, Absonderung und Eigenschaften. Er ist die Abscheidung der zahlreichen Drüsen, die mit der Mundhöhle in Verbindung stehen. Die meisten derselben sind sehr klein, wenn auch mit freien Augen sichtbar und allenthalben über die Mundschleimhaut verteilt. Drei paarige Drüsen, die Unterkiefer-, Unterzungen- und Ohrspeicheldrüsen, sind von ansehnlicher Größe und münden durch besondere Ausführungsgänge in die Mundhöhle.

Die Speicheldrüsen sind nicht von einerlei Art. Man unterscheidet solche, deren Sekret durch fadenziehende Beschaffenheit ausgezeichnet ist, als Schleimdrüsen von anderen mit dünnflüssigem, ein wenig Eiweiß enthaltendem Sekret, die seröse oder Eiweißdrüsen heißen. Der Unterschied zeigt sich nicht nur in der Natur des Sekrets, sondern auch im Bau der Drüsen. Die Schleimdrüsen besitzen ein sezernierendes Epithel aus großen, durchsichtigen Zellen, mit kleinen Kernen, die ganz an die Peripherie des Läppchens oder Röhrchens gedrängt sind, während in den Eiweißdrüsen das Zellprotoplasma stark gekörnt und daher wenig durchsichtig ist. Außerdem sind die Lumina der Eiweißdrüsen sehr eng, die der Schleimdrüsen weit. Auf andere Unterschiede im Bau der Drüsen bezüglich Schaltstücke, Sekretröhren und Ausführungsgänge kann hier nicht eingegangen werden (vgl. Stöhr, Lehrb. der Histologie, Jena 1903, 205).

Infolge dieser Verschiedenheiten ist es möglich, auch für die vielen kleinen Drüsen der Mundhöhle, deren Sekret nicht oder nur schwierig einer gesonderten Untersuchung zugänglich ist, die Zugehörigkeit zu einer der beiden Gruppen durch mikroskopische Untersuchung festzustellen. Auf diesem Wege hat sich für die Schleim- bezw. Eiweißdrüsen der Zunge eine sehr eigentümliche Verteilung ergeben, über welche nebenstehende Figur 28 nach Oppel Auskunft gibt. Die serösen Drüsen finden sich in der Um-

gebung der Papillae circumvallatae und foliatae, deren Bedeutung als Geschmacksorgane später erörtert werden wird.

Es muß allerdings gesagt werden, daß die beiden Drüsenformen nicht scharf getrennt sind, indem fast in jeder Drüse beide Arten von Zellen vorkommen, wenn auch meist in sehr ungleicher Zahl. Finden sich die beiden Arten sezernierender Zellen in ungefähr gleicher Zahl, so spricht man von gemischten Drüsen.

Von den großen Speicheldrüsen ist die Parotis beim Menschen und ebenso bei fast allen Tieren eine rein seröse Drüse. Submaxillaris und Sublingualis sind beim Menschen gemischte Drüsen, bei den Karnivoren sind sie vorwiegend schleimig, bei den Nagern serös. (Langley in Textb. of Physiol. I, 1900, 478).

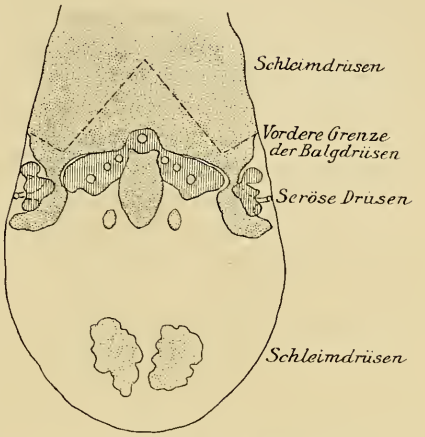


Fig. 28. Verteilung der serösen Drüsen (schraffierte Felder) und der Schleimdrüsen (punktierte Felder) über die Oberfläche der menschlichen Zunge. Nach Oppel, Festschrift f. C. v. Kupffer, 1899, S. 11.

Die Speichelnerven. Die Speicheldrüsen zeigen die auch vielen anderen Drüsen zukommende Eigentümlichkeit, daß sie nur auf Veranlassung ihrer Nerven in Tätigkeit geraten (C. Ludwig, Z. f. rat. Med. N. F. **1**, 1851, 255). Von dieser Regel ist für die großen Speicheldrüsen nur eine Ausnahme bekannt: die Parotis des Schafes sezerniert nach Eckhard (Z. f. rat. Med. **29**, 1867, 74) beständig.

Die fraglichen Nerven gelangen alle durch Vermittlung des Trigeminus zu den Drüsen, stammen aber nicht aus ihm, sondern aus dem Facialis und Glossopharyngeus, von denen sie auf Umwegen in den Trigeminus gelangen. Für die Submaxillaris und Sublingualis ist die Chorda tympani der Sekretionsnerv. Reizung des peripheren Stumpfes der Chorda oder des Lingualis innerhalb des Abschnittes, in dem er Chordafasern führt, ist von einer Absonderung aus den genannten Drüsen gefolgt und außerdem von einer Gefäßerweiterung in ihnen sowie in der Schleimhaut der vorderen Zungenhälfte, wie schon oben mitgeteilt worden ist. Die Reizung der Speichelnerven gelingt schon mit schwachen Reizen und kann bei vorsichtiger Handhabung sehr lange Zeit fortgesetzt werden, so daß ansehnliche Mengen Speichel auf diesem Wege gewonnen werden können.

Die genannten Nerven sind indessen nicht die einzigen, die Sekretion bewirken können. Jede der drei Drüsen erhält auch Fasern aus dem

sympathischen Geflecht, die mit den Arterien in die Drüsen gelangen und bei deren Reizung ebenfalls Sekretion auftritt, aber unter wesentlich abweichenden Erscheinungen. Denn während die Chordareizung ein reichliches und dünnes Sekret liefert, ist das des Sympathicus spärlich und konzentriert. Es erscheint zum mindesten fraglich, ob die Verschiedenheit des Speichels in beiden Fällen ausschließlich bedingt ist durch die Verschiedenheit der die Absonderung begleitenden vasomotorischen Erscheinungen, der Gefäßerweiterung im Falle der Chordareizung, der Gefäßverengerung bei Reizung des Sympathicus.

Einige Erfahrungen können allerdings so gedeutet werden, daß die Anregung zur Sekretion in beiden Fällen dieselbe ist, nur infolge einer geringeren Faserzahl im Sympathicus schwächer, und daß die von einem schwachen Blutstrom durchflossene Drüse nicht genug Wasser zur Verdünnung ihres Sekretes vorfindet. Besonders spricht in diesem Sinne die Erfahrung, daß auch die sympathische Sekretion ziemlich reichlich gemacht werden kann, wenn man sie von Zeit zu Zeit durch eine Chordareizung unterbricht (Langley, J. of P. **10**, 1889, 291).

Ermüdung der Drüse führt zur Verarmung des Sekretes an festen Bestandteilen, insbesondere an organischen. Die Stärke der Reizung hat einen deutlichen Einfluß auf die Menge und Konzentration des Sekretes: je stärker der Reiz, desto reichlicher und rascher die Absonderung und desto reicher an festen Substanzen das Sekret.

Unter gewöhnlichen Bedingungen wird die Absonderung des Speichels auf reflektorischem Wege eingeleitet. Jeder zentripetale Nerv kann bei genügend starker Reizung zu einer Speichelabsonderung Veranlassung geben. Am leichtesten wird dieselbe aber eingeleitet von jenen zentripetalen Nerven, die die Schleimhaut des Verdauungstraktus versorgen, dem N. trigeminus, glossopharyngeus und vagus und zwar reicht die auslösende Oberfläche von den Lippen bis in den Darm. Der reichliche Speichelfluß bei Übelkeit und Erbrechen kann wohl nur als ein von den Magenästen des Vagus ausgelöster Reflex betrachtet werden.

In bezug auf die wirksamen Reize ist noch keine Einigkeit erzielt, indem von manchen neben chemischen auch mechanischen Einwirkungen auf die Schleimhaut die Fähigkeit zugeschrieben wird, die Absonderung auszulösen. Von Pawlow wird die Wirkung mechanischer Reize entschieden geleugnet. Soviel dürfte wohl sicher sein, daß von allen Reizen die chemische Reizung der Mundhöhle die wirksamste ist. Daher erregen alle schmeckenden Substanzen Speichelfluß. Es ist ferner leicht zu konstatieren, daß auch durch den Geruch und das Gesicht Speichelfluß erzielt werden kann; selbst die bloße Vorstellung schmeckender Substanzen kann genügend sein (Pawlow, Arbeit der Verdauungsdrüsen, Wiesbaden 1898, 84).

Menge und Beschaffenheit des Speichels. Die Menge des Speichels, die der Mensch in 24 Stunden liefert, wird zu 1—1,5 Liter angenommen. Bidder und Schmidt schätzen die von einer Drüse in einer Stunde produzierte Speichelmenge auf das 10fache ihres Gewichts. Nach diesen Schätzungen würden die Speicheldrüsen die leistungsfähigsten des Körpers sein. Diese Flüssigkeitsmenge, zu der Nahrung bei ihrem Eintritt in den Körper hinzugefügt, muß für die Lösung und spätere Resorption von Wichtigkeit sein. Es ist klar, daß das Material für den Speichel in letzter Linie aus dem Blute stammt. Er kann aber nicht wie die Lymphe lediglich als ein vom Blute abgezweigter Flüssigkeitsstrom aufgefaßt werden. Dies lehrt schon ein Vergleich der Ergebnisse von Chorda- und Sympathicusreizung, ferner die Erfahrung, daß Sekretion auch am verbluteten Tiere, wenigstens für kurze Zeit, erhalten werden kann. Nach Atropinvergiftung bleibt die Gefäßerweiterung infolge Chordareizung erhalten, während die Speichelbildung aufhört.

Man muß daher annehmen, daß der Speichel durch eine auswählende und neubildende Tätigkeit der Drüsenzellen mit Hilfe des Blutes entsteht und durch eine besondere Arbeitsleistung abgeschieden wird. Dies wird bewiesen durch die chemische Zusammensetzung des Speichels und durch die Größe des Sekretionsdruckes.

Was den letzteren betrifft, so läßt sich eine annähernde Messung bewerkstelligen, indem man den Speichelgang durch ein möglichst engvolumiges Quecksilbermanometer verschließt und dann die Drüse vom Nerven aus zur Sekretion anregt. Man kann dabei den Druck des Speichels leicht auf 20 cm Quecksilber und höher treiben, während der in der Carotis gemessene Blutdruck etwa 10 cm beträgt. Übrigens ist sicher der wirkliche Sekretionsdruck noch größer, weil für diese Druckwerte die Drüse nicht mehr ganz dicht ist und während der Messung beständig Flüssigkeit in die Lymphräume überfiltriert. Diese von Ludwig (a. a. O.) herrührende Beobachtung beweist mit aller Sicherheit, daß die Abscheidung durch besondere in der Drüse frei werdende Kräfte geschieht.

Genau dasselbe lehrt aber auch die Betrachtung der chemischen Zusammensetzung des Speichels. Der Schleimstoff oder das Mucin ist eine Substanz, die sich im Blute nicht vorfindet, also in der Drüse gebildet sein muß. Sie gehört zu den sog. Glykoproteïden, d. h. zu jenen Proteïden, die bei der hydrolytischen Spaltung in Eiweißkörper und eine (Kupferoxyd) reduzierende Substanz zerfallen (Glukosamin, Fr. Müller, Z. f. B. **42**, 1901, 468). Ihrer Zusammensetzung entsprechend enthalten sie weniger N und C, aber mehr O als die eigentlichen Eiweißkörper. Übergießt man Speichel mit Alkohol, so wird das Mucin in eigentümlichen Häuten und Fäden ausgeschieden, die an Fibrin erinnern, auch insofern, als sie allenthalben dem Glase anhaften und nach Lösung von demselben sich zusammenziehen.

Auch die Salze des Speichels zeigen eine von denen des Blutes abweichende Zusammensetzung. Kalium ist in größerer prozentischer Menge als im Blute, nach Hammerbacher (Z. f. phl. Ch. **5**, 1881, 302) sogar in größerer Menge als das Natrium vorhanden. Die Speichelasche zeichnet sich ferner durch einen großen Gehalt an Ca, sowie an Phosphorsäure aus, alles Eigentümlichkeiten, die vielmehr an den Salzgehalt der intracellulären Lösungen als an den des Serums erinnern. Ein häufiger Bestandteil des Speichels ist die Schwefelcyansäure, von der man früher glaubte, daß sie nur im Speichel vorkomme, bis J. Munk (A. p. A. **69**, 1877, 354) sie auch im Harn, Musso (Jb. f. T. 1877, 168) in der Kuhmilch nachwies. Im Blute ist sie bisher nicht gefunden worden.

Das Enzym des Speichels. Von weit größerem Interesse als die bisher aufgezählten chemischen Bestandteile des Speichels ist ein weiterer, der durch seine Wirkung auf das wichtigste Kohlehydrat der Nahrung, auf die Stärke, ausgezeichnet ist.

Wird rohe Stärke mit menschlichem Speichel zusammengerührt, so tritt keine Reaktion ein; gequollene Stärke, sog. Kleister, wird dagegen bei Körpertemperatur rasch verändert, die trübe Flüssigkeit hellt sich auf und wird süßschmeckend. Das Auftreten des Zuckers wird durch seine reduzierende Wirkung nachgewiesen, z. B. durch Ausfällung von rotem Kupferoxydul aus einer kochenden alkalischen Lösung eines Cuprisalzes (Trommersche Probe, Fehlingsche Probe). Die Methode kann zur quantitativen Bestimmung des gebildeten Zuckers benützt werden.

Anstatt das Auftreten des Zuckers und seine zunehmende Anhäufung in der Flüssigkeit zu verfolgen, kann auch aus dem Verschwinden der der Stärke eigentümlichen Reaktionen auf die fortschreitende Wirkung des Speichels geschlossen werden. Rohe und gequollene Stärke werden durch freies Jod intensiv blau gefärbt. Unter der Wirkung des Speichels schlägt die Farbe ins Violette um, verblaßt zu rosa und verschwindet schließlich ganz.

Die Umwandlungen, die mit dem Auftreten von Zucker endigen, sind als eine fortschreitende Zerkleinerung des Stärkemoleküls erkannt. Die empirische Formel für Stärke $C_6H_{10}O_5$ muß, wenn der Größe des Moleküls Rechnung getragen werden soll, mit einem Faktor multipliziert werden, dessen Wert nach Brown und Morris (J. Chem. Soc. 1886, 610) etwa gleich 90 ist. Das Molekulargewicht würde demnach zwischen 14 und 15000 liegen. Durch den Speichel wird dieses Molekül gespalten, wobei die Elemente des Wassers aufgenommen werden, sog. hydrolytische Spaltung. Die Spaltungsprodukte sind noch wenig bekannt. Der schließlich auftretende Zucker ist zum größten Teil oder ausschließlich Maltose ($C_{12}H_{22}O_{11}$). Das Vorkommen von Isomaltose, ebenfalls ein Disaccharid, und von Traubenzucker, eine Monosaccharose, ist noch strittig. Zwischen der Stärke und dem Zucker liegen zahlreiche Umwandlungsstufen, unter

denen die lösliche Stärke, sowie die Dextrine unterschieden werden. Das mit Jod sich rot färbende Dextrin wird als Erythrodextrin bezeichnet.

Die beschriebene Veränderung der Stärke kann nicht nur durch Speichel, sondern auch auf anderem Wege herbeigeführt werden, z. B. durch Einwirkung gespannter Wasserdämpfe oder durch Kochen mit verdünnten Säuren. Völlig gleichartig mit der Speichelwirkung sind diese Prozesse übrigens nicht, da die Spaltungen nicht mit der Bildung der Maltose zum Stillstand kommen, sondern stets Glukose entsteht.

Die hydrolytische Wirkung des Speichels ist von gewissen Bedingungen abhängig, wie der folgende Versuch zeigt: Vier Gläser werden mit Stärkekleister beschickt und in den auf 40 ° erwärmten Thermostaten gestellt. Sodann wird zu

Glas 1 etwas Speichel gegeben, zu
Glas 2 ebenfalls, nachdem vorher der Kleister mit Salzsäure angesäuert worden ist. Zu
Glas 3 kommt Speichel, der auf 70 Grad erhitzt wurde,
Glas 4 bleibt ohne Zusatz.

Nach einer Viertelstunde werden alle 4 Gläser auf die Anwesenheit von Zucker geprüft, aber nur in 1 solcher gefunden. Der Kleister war, wie Probe 4 zeigt, zuckerfrei.

Der Ausfall von Probe 2 ist nicht so zu verstehen, als ob in sauren Flüssigkeiten überhaupt keine Speichelwirkung stattfinden könnte. Saure Reaktion ist vielmehr günstiger als neutrale oder alkalische, solange der Säuregrad gewisse sehr niedrige Werte nicht überschreitet. Chittenden fand für Salzsäure das Optimum unter $^1/_{1000}$ %, Schierbeck (Sk. A. **3**, 1891, 364) für Milchsäure bei 0,01 %. Wird das Säureoptimum überschritten, so nimmt die Speichelwirkung rasch ab und geht schließlich verloren. Über die Wirksamkeit bei verschiedener Reaktion geben folgende, aus dem Reduktionsvermögen der Verdauungsprobe gewonnene Zahlen Aufschluß (vgl. Schierbeck a. a. O.):

bei günstigstem Säuregrad	475,0
bei neutraler Reaktion	100,0
bei alkalischer Reaktion von 0,006 % Na_2CO_3	58,4
„ „ „ „ 0,350 % Na_2CO_3	0,0

Alkalische Reaktion wirkt also entschieden ungünstig und bei 0,4 % Na_2CO_3 hört die Speichelwirkung überhaupt auf. Dagegen wirkt die Anwesenheit von kohlensaurem Natron günstig, wenn gleichzeitig freie Kohlensäure unter solcher Spannung vorhanden ist, daß das sekundäre Salz ganz oder zum größten Teil in das primäre umgewandelt wird. Dies trifft für den Speichel jedenfalls zu, wie schon aus dem Umstande hervorgeht, daß er in Berührung mit Luft $CaCO_3$ ausfallen läßt.

Was den Einfluß der Temperatur betrifft, so haben genauere Versuche ergeben, daß die Verzuckerung des Kleisters unter 30° nur langsam, bei niederen Temperaturen gar nicht fortschreitet. 30—45° sind die günstigsten Temperaturen, über 45° nimmt die Wirkung ab und über 65° wird sie dauernd vernichtet.

Es ist also im Speichel ein Stoff vorhanden, der innerhalb gewisser Grenzen der Reaktion und Temperatur Stärke verzuckert. Die Wirkung ist im Vergleich mit anderen hydrolytischen Prozessen eine intensive, aber nur bis zur Bildung von Maltose fortschreitende. Stärkere Alkaleszenz oder Säuerung, ferner Temperaturen über 65° vernichten den wirksamen Stoff. Derselbe wird als das Enzym des Speichels oder als Ptyalin bezeichnet.

Die gewonnenen Erfahrungen haben eine sehr weitreichende Bedeutung. In einer interessanten Abhandlung (A. g. P. **12**, 1876, 1) hat Hoppe-Seyler zuerst gezeigt, daß die als Hydrolyse beschriebene Spaltung, die im wesentlichen in der Anfügung der Gruppe OH statt H an den Kohlenstoff besteht, eine fundamentale Rolle in dem pflanzlichen und tierischen Stoffwechsel spielt. Hydrolytische Spaltung komplizierter Moleküle ist zuerst als die Leistung gewisser Lebewesen erkannt worden, die Träger der Gärungs- und Fäulniserscheinungen sind und als Fermente bezeichnet wurden. Man hat daher auch die in den Drüsensäften vorhandenen wirksamen Bestandteile als Fermente bezeichnet und sie als unorganisierte oder lösliche den organisierten oder lebenden gegenübergestellt. In neuerer Zeit hat sich für die ersteren der von Kühne eingeführte Name Enzyme eingebürgert.

Die Enzymlösungen haben, so verschieden ihre Wirkungen sein mögen, gewisse Eigenschaften gemeinsam:

1. Durch kleine Enzymmengen können relativ große Mengen der spaltbaren Substanz zur Zerlegung gebracht werden. Das Enzym kann also nicht als Bestandteil in das Umwandlungsprodukt eingehen, sondern muß sich, sofern es überhaupt an der Reaktion teilnimmt, nur als Übertragungsmittel betätigen und sich schließlich wieder regenerieren. Als ein solches Übertragungsmittel ist oben für molekularen Sauerstoff das Hämoglobin bezeichnet worden. Es ist gar nicht unwahrscheinlich, daß die Enzyme für gewisse Atome oder Atomgruppen eine ähnliche Rolle spielen.

2. Es gibt für alle Enzyme bestimmte, in der Nähe der Körpertemperatur gelegene optimale Temperaturgrenzen, innerhalb welcher die Reaktion am raschesten verläuft. Bei niederen Temperaturen verläuft die Reaktion sehr langsam oder steht völlig still; durch hohe Temperatur wird das Enzym dauernd unwirksam.

3. Die Enzymlösungen gehen in keimfreier Lösung bezw. unter Zusatz indifferenter Narkotika bis zu lebenswidriger Konzentration unge-

stört vor sich. Hierin liegt ein wesentlicher Unterschied gegenüber den geformten Fermenten.

4. Die Enzyme diffundieren nicht durch Membranen.

5. Durch beliebige in einer Enzymlösung erzeugte Niederschläge wird ein größerer oder kleinerer Teil des Enzyms mitgerissen.

Die letzterwähnte Eigenschaft ist zuerst von Brücke (Wiener Ber. **43**, 1862, 601) und seitdem wiederholt benützt worden, um die Enzyme von den begleitenden Stoffen zu trennen. In der Tat ist es auf diesem Wege gelungen wirksame Präparate zu erhalten; eine Reindarstellung ist indessen bisher nicht geglückt. Die chemische Natur der Enzyme ist daher bis jetzt noch unbekannt. Für manche ist eine Struktur nach Art der Eiweißkörper wahrscheinlich. Jedenfalls handelt es sich um sehr labile Körper, wie schon ihre Empfindlichkeit gegen den Wechsel der Reaktion und der Temperatur zeigt. Durch eine große Zahl als Fällungsmittel für Eiweiß bekannter Substanzen werden auch die Enzyme unwirksam gemacht. In manchen Fällen sind es die Reaktionsprodukte selbst, die das Enzym schädigen (vgl. Medwedew, A. g. P. **74**, 1899, 193).

Kommt also ein im Glase angestellter Verdauungsversuch, z. B. die Verzuckerung von Kleister durch Speichel, nach einiger Zeit zum Stillstand, so wird das in vielen Fällen in der Vernichtung des Enzyms begründet sein. Bei anderen Fällen kann das Aufhören des Prozesses nur scheinbar sein und in Wirklichkeit ein Gleichgewichtszustand vorliegen. Nach neueren Untersuchungen (vgl. die Zusammenstellung bei Höber, Physikal. Chemie, Leipzig 1902, 289) sind zweifellos manche Enzymreaktionen reversibler Natur, d. h. es verläuft neben der Spaltung mit Hydrolyse auch der umgekehrte Prozeß, die Kondensation der Spaltungsprodukte zum Ausgangsmaterial unter Wasserabspaltung oder Dehydrolyse. In diesem Falle muß der Vorgang einem Gleichgewicht zustreben, dadurch charakterisiert, daß die Geschwindigkeit der beiden entgegengesetzten Reaktionen gleich groß ist. Ob die Umkehrbarkeit für alle enzymatischen Reaktionen gilt, ist gegenwärtig noch nicht zu übersehen.

Der Stillstand der Reaktion, wie er aus den angeführten Gründen bei Versuchen im Glase so häufig zur Erscheinung kommt, spielt bei der natürlichen Verdauung keine Rolle, da einerseits stets neue Enzymmengen von seiten der Drüse zugeführt werden, anderseits die Reaktionsprodukte durch verschiedene Einrichtungen von dem Ausgangsmaterial getrennt werden (siehe darüber weiter unten).

Magenverdauung.

Sind die Speisen vom Speichel durchtränkt, so gelangen sie durch den oben beschriebenen Schluckakt in den Magen, wo ein neues Sekret, der Magensaft, auf dieselben einwirkt. Zur Untersuchung der Eigen-

schaften und Wirkungen desselben ist es nötig, ihn möglichst rein zu gewinnen. Hierzu bedarf es

1. der Anregung der Sekretion und
2. eines Verfahrens, um den sezernierten Saft nach außen zu entleeren. Beim Menschen benutzt man die Schlundsonde, mit der man die gereichte Probemahlzeit samt dem hierzu ergossenen Magensaft aushebt. Bei Tieren zieht man vor, eine Magenfistel anzulegen. Sie erlaubt, die Magenschleimhaut zu beobachten, und Substanzen mit Umgehung des Mundes in den Magen einzuführen oder dem Magen zu entnehmen. Solche Magenfisteln werden von Fleischfressern sehr gut ertragen.

Da die Wände des leeren Magens sich überall berühren, so erblickt man am nüchternen Tier im Grunde der Fistelöffnung die Schleimhaut der gegenüberliegenden Magenwand mit ihrer blassen, von wenig Schleim überzogenen Oberfläche. Die Reaktion der Schleimhaut ist neutral oder, von geschlucktem Speichel, alkalisch. Ein Abtropfen von Flüssigkeit findet nicht statt. Leitet man Sekretion ein, so rötet sich die Schleimhaut und es beginnt, allmählich zunehmend, das Abtropfen des klaren, fast farblosen Magensaftes.

Zur Einleitung der Absonderung gibt es verschiedene Wege.

Viele Tiere werden schon durch den Anblick oder den Geruch des Futters zur Sekretion veranlaßt. Hier findet durch Vermittelung von Nervenbahnen die Übertragung der Erregung auf den Magen statt. Noch wirksamer wird die Anregung, wenn man zur Erregung des Gesichts und Geruchs auch noch die des Geschmacks hinzusetzt, indem man dem Tiere die Speise kauen und schlucken läßt. Hierbei ist, wie sich Pawlow überzeugt hat, die rein mechanische Erregung des Schlingapparats nicht genügend. In all diesen Fällen gelangt die Erregung erst ins Gehirn (Opticus, Olfactorius, Glossopharyngeus) und wird von dort nach dem Magen weitergeleitet. Die Bahn, auf der dies geschieht, ist der Nervus vagus, denn die Sekretion bleibt aus, wenn beide Vagi durchschnitten werden. Pawlow (Arbeit der Verdauungsdrüsen, Wiesbaden, 1898, S. 99) nennt den durch solche Fernwirkung erhältlichen Saft Appetitsaft. Das Ausfließen des Saftes aus der Fistel beginnt etwa 5 Minuten nach Einsetzen der Reizung. Diese lange Latenzzeit dürfte wohl zu einem guten Teil darauf beruhen, daß sich die Oberfläche der Schleimhaut erst mit einer gewissen Menge Saft überziehen muß, bevor es zum Abtropfen nach außen kommt.

Der andere Weg, die Absonderung des Magensaftes einzuleiten, ist die Einbringung gewisser Stoffe direkt in den Magen. Zu denselben gehört Wasser, ferner gewisse, noch nicht näher bekannte Bestandteile des Fleisches und der Milch. Diese Sekretion tritt viel langsamer ein als die von der Mundhöhle aus eingeleitete, etwa erst nach einer halben Stunde, ist weniger reichlich, nimmt aber allmählich zu und dauert im allgemeinen

länger als die erstgenannte. Auch für sie nimmt Pawlow Vermittelung durch Nerven und nicht eine direkte chemische Reizung der Drüsen an.

Will man Magensaft aus einer Magenfistel frei von Speisen gewinnen, so kann man versuchen das Tier durch Erregung seines Verlangens nach Futter zur Absonderung zu veranlassen. Hierbei wird freilich viel Speichel verschluckt. Derselbe läßt sich ausschließen durch eine gleichzeitig angelegte Oesophagusfistel aus der der Speichel ausfließt ohne in den Magen zu gelangen. Man kann ferner ein solches Tier einer „Scheinfütterung" unterwerfen; die geschluckten Bissen fallen durch die Oesophagusfistel wieder heraus und erregen bei ihrer Passage durch den Schlund eine sehr reichliche Absonderung von Magensaft. (Verfahren von Pawlow.) Endlich kann man nach dem Vorgange von Heidenhain ein Stück Magen resezieren, die Magenwunde schließen und das isolierte Stück zu einem Blindsack formen, der durch sein Gekröse, durch Blutgefäße und Nerven noch mit dem Magen zusammenhängt, dessen Höhlung aber von dem Rest des Magens getrennt und nur noch von außen durch eine Fistel zugänglich ist. Daß die Erhaltung der Nerven unbedingt nötig ist, wenn der isolierte Blindsack in seiner Sekretion dem Verhalten des übrigen Magens folgen soll, ist von Pawlow gezeigt worden.

Reiner Magensaft ist eine leichtflüssige, klare, fast farblose Flüssigkeit, ohne Geruch und von säuerlichem Geschmack. Sein Gehalt an fester Substanz ist wie der des Speichels gering, beim Menschen etwa 0,6, beim Hunde 2—3 %, wovon rund die Hälfte auf unorganische Bestandteile kommt.

Die auffallendste Eigenschaft des Saftes ist seine stark saure Reaktion, die, wie Prout zuerst im Jahre 1824 nachwies, auf freier Chlorwasserstoffsäure beruht, eine Angabe, die wenig Glauben fand, bis sie durch die Analysen von C. Schmidt eine glänzende Bestätigung erfuhr („Die Verdauungssäfte" Mitau und Leipzig 1852, 44). Dieselben ergaben, daß abgesehen von sonstigen elektronegativen Bestandteilen allein schon das Chlor durch die gesamte Basenmenge des Saftes nicht gedeckt wird und daß sein Überschuß zur Erklärung der Acidität des Saftes genügt. Die Konzentration der Salzsäure beträgt nach Pawlow (a. a. O. 113) im reinen Magensaft des Hundes 5—6 pr. Mille. Für den menschlichen, wohl immer durch Speichel verdünnten Saft wird ein Gehalt von 2—3 ‰ angegeben.

Der Magensaft ist durch seine energische Wirkung auf die Eiweißkörper ausgezeichnet. Zur Orientierung über die hierbei maßgebenden Bedingungen sollen folgende 4 Proben angesetzt und in den Thermostaten gestellt werden. Es wird beschickt:

Glas 1 mit 10 cm³ Salzsäure von 0,3 %,
„ 2 „ 10 „ „ „ „ und etwas frischem Magensaft,
„ 3 „ 10 „ „ „ „ und auf 70° erhitzten Magensaft,
„ 4 „ 10 „ Wasser und neutralisiertem Magensaft und

endlich wird in jedes der Gläschen eine Fibrinflocke geworfen. Nach einiger Zeit ist das Fibrin in Glas 2 gelöst, in 1 und 3 gequollen, in 4 unverändert.

Aus diesen Versuchen folgt, daß geronnenes Eiweiß durch den Magensaft aufgelöst werden kann, wobei, wie Glas 4 zeigt, die Salzsäure eine wichtige Rolle spielt. Anderseits zeigt Glas 1, daß die Säure allein nicht genügt, daß somit in dem Saft noch ein weiterer wirksamer Bestandteil vorhanden sein muß, der nach Glas 3 durch Hitze zerstört wird. Die chemische Natur dieses Bestandteils ist nicht bekannt; er zeigt die oben aufgeführten Eigenschaften der Enzyme und wird Pepsin genannt. Nach Probe 4 entfaltet das Pepsin seine Wirkung nur in saurer Lösung.

Wie die neutrale Reaktion des nüchternen Magens lehrt, entsteht die Säure erst mit dem Eintritt der Sekretion. Im Gegensatze hierzu ist das Pepsin als solches, oder seine Vorstufe, das sog. Pepsinogen (Langley und Edkins, J. of P. **7**, 1886, 371) in der Schleimhaut vorrätig und kann aus derselben mit Wasser, Salzsäure oder Glyzerin ausgelaugt werden. Namentlich gibt die Extraktion der zerkleinerten Schleimhaut mit Glyzerin enzymreiche Lösungen, die nach dem Ansäuern kräftig verdauend wirken. Man bezeichnet solche Extrakte als künstlichen Magensaft.

Übergießt man die isolierte Magenschleimhaut mit verdünnter Salzsäure, so löst sie sich durch die Wirkung ihres eigenen Enzyms zu einer trüben Flüssigkeit, ein Vorgang, der als Selbstverdauung bezeichnet wird. Auch im Leben können nekrotische Stücke der Magenwand der Selbstverdauung anheimfallen. Die intakte Magenschleimhaut und ebenso die Muskularis des Magens sind dagegen durch einen die Pepsinwirkung hemmenden Stoff, ein sog. „Antiferment", hier speziell durch „Antipepsin", geschützt. Dasselbe läßt sich aus den fein zerriebenen Geweben extrahieren. (Weinland, Z. f.. B. **46**, 1902, 1 u. 45.)

Bei der Herstellung eines künstlichen Magensaftes ist es nicht gleichgültig, aus welchem Teil des Magens die Schleimhaut genommen wird. Die Schleimhaut des Fundus gibt stets wirksamere Extrakte als die des pylorischen Teils. Wird dagegen, wie dies Klemensiewicz (Wiener Ber. **71**, 1875, 18. März) und Heidenhain (A. g. P. **18**, 1878, 169) zuerst versuchten, ein Stück der Pylorusschleimhaut am lebenden Tier vom Rest des Magens isoliert und sein Sekret nach außen geleitet, so zeigt dasselbe insofern einen wesentlichen Unterschied gegenüber dem auf analoge Weise gesammelten Fundussekret, als es nicht sauer, sondern alkalisch reagiert; nach dem Ansäuern wirkt es aber sehr energisch auf das Eiweiß ein. Es scheint somit, daß das im Sekret auftretende Pepsin mit künstlichen Mitteln aus der Schleimhaut des Pylorus schwer ausziehbar ist, oder, daß in den Drüsen gewisse Vorstufen des Enzyms vorhanden sind, die sich nur langsam in das letztere überführen lassen. Für die

letztere Deutung sprechen neuere Versuche von Klug (Ung. Arch. f. Med. **3**, Wiesbaden 1894), nach welchen der Enzymvorrat der Pylorusschleimhaut schwer zu erschöpfen ist.

Die Funktion, Salzsäure zu produzieren, kommt also nur den Drüsen im Fundus zu, die auch durch den Besitz einer zweiten, besonderen Zellenart, der sog. Belegzellen (Heidenhain, A. m. A. **6**, 1870, 367) oder delomorphe Zellen (Rollet, C. f. m. W. 1870, 325 u. 337) ausgezeichnet sind. Man schreibt daher diesen Zellen die Bildung der Salzsäure zu.

Die Wirkung des natürlichen oder künstlichen Magensaftes beschränkt sich nicht auf die Lösung geronnenen Eiweißes. Unmittelbar anschließend findet eine Spaltung der Eiweißsubstanzen statt, wobei eine Menge einander sehr ähnlicher und daher schwer trennbarer Produkte entstehen. Da das Eiweiß unter der Einwirkung gespannter Wasserdämpfe, durch Kochen mit verdünnten Säuren und Laugen in nahe übereinstimmender Weise zerfällt und es sich hierbei vorwiegend um hydrolytische Spaltungen handelt, so wird auch die Wirkung des Pepsins als eine hydrolysierende aufgefaßt. Hierfür spricht auch die Beobachtung, daß durch wasserentziehende Mittel die Verdauungsprodukte z. T. wieder rückverwandelt, „revertiert" werden können (Moore in Textb. of P. **1**, London 1898, 400). Die Spaltung der Eiweißkörper in kleinere Moleküle äußert sich in einer Zunahme des optischen Drehungsvermögens, der Fähigkeit, durch Membranen zu diffundieren, der leichteren Löslichkeit in Wasser und schließlich in verdünntem Alkohol und in einer Abnahme der Fällbarkeit durch die Fällungsmittel der Eiweißkörper.

Diese Änderungen in den Eigenschaften des Verdauungsproduktes treten nicht sprungweise, sondern ganz allmählich ein. Die Unterscheidung bestimmter Umwandlungsstufen ist daher abhängig von der Wahl der Reagentien, durch die man die Trennung bewerkstelligt. Eine Trennung in wenige größere Gruppen von Verdauungsprodukten kann auf folgende Weise versucht werden: Man versetzt eine größere Menge in verdünnter Salzsäure gequollenen Fibrins mit künstlichem Magensaft und läßt die Lösung im Thermostaten vor sich gehen. Nach einigen Stunden wird die trübe Flüssigkeit neutralisiert, wobei ein Niederschlag (Neutralisationspräzipitat) ausfällt, welcher der Anwesenheit von Syntonin (durch Säuren verändertes Eiweiß) zugeschrieben wird.

Das neutrale oder besser sehr schwach saure Filtrat wird nun zum Kochen erhitzt, wobei ein Koagulum entsteht. Es handelt sich hier um ein durch Erhitzen gerinnendes Eiweiß.

Wird in das Filtrat der Koagulation Ammonsulfat bis zur Sättigung eingetragen, so werden eine Reihe von Spaltungsprodukten unlöslich, die man unter dem Namen Albumosen zusammenfaßt. Nach Abtrennung derselben findet man dann noch einen als Pepton bezeichneten Rest, mit

dessen Bildung die Wirkung des Pepsins abschließt. (Nach neueren Untersuchungen Leo Langsteins, B. z. ch. P. u. P. **1**, 1901, 229 u. 507 treten bei langdauernder Wirkung des Pepsins auch tiefergehende Spaltungen ein.)

Es muß bemerkt werden, daß die Ausdrücke „Albumosen" und „Peptone" nur Gattungsbegriffe sind für eine vielleicht recht große Zahl von Verbindungen, die einander ähnlich aber nicht identisch sind. Auch wenn ein möglichst einheitliches Eiweiß der Verdauung unterworfen wird, bilden sich immer verschiedenartige Albumosen und Peptone. In betreff der Gliederung dieser Gruppen sei auf die Arbeiten von Kühne (Z. f. B. 1883—1893) und Neumeister (Physiol. Chemie, Jena 1897, 228 ff.) verwiesen.

Es ist eine bemerkenswerte Tatsache, daß eine mit saurem Magensaft zur Verdauung angesetzte Eiweißmenge niemals eine gleichartige Umwandlung zeigt, sondern daß neben den Produkten einer fortgeschrittenen Spaltung auch stets dem Ausgangsmaterial näher stehende Umwandlungsstufen nachweisbar sind. Es wird ferner, selbst bei beliebig lang fortgesetzter Verdauung niemals alles Eiweiß in Pepton übergeführt, ein Teil bleibt auf der Stufe der Albumosen stehen. Es müssen demnach die in dem Eiweißmolekül vorhandenen Teile der Spaltung einen ungleichen Widerstand entgegensetzen.

Die Reaktionsgeschwindigkeit, d. h. die in der Zeiteinheit umgewandelte Substanzmenge ist zunächst abhängig von der Temperatur, deren Optimum zwischen 30 und 45° liegt. Eine weitere Abhängigkeit besteht nach dem Massenwirkungsgesetz von der Konzentration der reagierenden Bestandteile, hier des Eiweißes, der Säure und des Pepsins. Nimmt man an, daß eine Zerstörung von Enzym nicht stattfindet, so kommt der Prozeß zum Stillstand, wenn kein Eiweiß oder keine Säure mehr vorhanden ist. Der letztere Fall kommt sehr häufig zur Beobachtung, weil die Magenverdauung mit einem Verbrauch von Salzsäure verknüpft ist. Gürber (Würzburger Berichte 1895) hat gezeigt, daß die Salzsäure von den Spaltungsprodukten in konstanten Gewichtsverhältnissen gebunden wird, wobei ein sauer reagierendes Produkt entsteht, das in bezug auf die verdauende Wirkung die freie Salzsäure nicht ersetzen kann. Ist alle Salzsäure in dieser Form gebunden, so hört die weitere Verdauung auf und die Flüssigkeit gibt nicht mehr die Günzburgsche Reaktion auf Salzsäure (vgl. Hoppe-Seyler, Handb. der physiol. chemischen Analyse, Berlin 1893, 436). Nach Zusatz von Salzsäure geht die Verdauung wieder weiter. Gürber macht die sehr wahrscheinliche Annahme, daß sich die Salzsäure mit den im Eiweißmolekül vorhandenen Aminosäuren (s. u. S. 161) unter Sprengung ihrer inneren Bindung zu Chlorhydraten vereinigt. Es verdient Beachtung, daß in den ersten Stunden der Magenverdauung im Mageninhalt des normalen Menschen in der Regel keine freie Salzsäure

gefunden wird (vgl. Joh. Müller, Würzb. Verhandl. N. F. 1903, 101). Daraus folgt wohl kaum, daß die Eiweißverdauung ohne freie Salzsäure vor sich geht, sondern daß der Lösung des koagulierten Eiweißes die Bindung der Salzsäure auf dem Fuße folgt. Der Magen bedarf daher fortwährend neuer Abscheidung von Salzsäure.

Es sind bisher die Erscheinungen der Eiweißverdauung nur für Fibrin als Ausgangsmaterial besprochen worden. Um das Verhalten anderer Eiweißstoffe kennen zu lernen, sind vor 17 Stunden dem Fistelhunde des Laboratoriums durch die Kanüle zwei Gazesäckchen in das Innere des Magens eingeführt worden, welche folgende Füllung enthalten:

Säckchen 1: Sehne, Knorpel, Knochen, hartgekochtes Hühnerei.
„ 2: Muskelfleisch, frisches Fibrin, Haare.

Bei Eröffnung der stark geschrumpften Säckchen zeigt sich folgendes: Die Sehne, das Hühnereiweiß, das Muskelfleisch, das Fibrin sind verschwunden, die beiden ersten vollständig, die beiden letzten unter Hinterlassung einer schmutzigbraunen Verfärbung ihres Säckchens. Dieselbe ist bedingt durch die Zerlegung des in beiden vorhandenen Hämoglobins in Hämatin und Globin, welch letzteres der Verdauung anheimfällt.

Die glatte Verdauung der Sehne lehrt, daß auch das leimgebende Bindegewebe ohne Schwierigkeit gelöst wird, wobei aus dem Kollagen der Leim (Glutin) abgespalten und weiter zu albumosen- und peptonartigen Körpern sog. Gluteosen und Leimpeptonen umgewandelt wird. Das Kollagen unterscheidet sich von den eigentlichen Eiweißstoffen durch einen größeren Sauerstoffgehalt, das Fehlen der Millonschen Reaktion (Abwesenheit aromatischer Oxygruppen) und seinen festgebundenen Schwefel. Die Lösung des leimgebenden oder Bindegewebes spielt bei der Verdauung eine wichtige Rolle insofern, als dadurch der Zerfall der Gewebe in ihre elementaren Bestandteile eingeleitet wird. Es werden also Muskel und Nerv in ihre Fasern, Drüsen und Fett in ihre zelligen Bestandteile u. s. w. zerlegt, wodurch sich den verdauenden Säften eine große Angriffsfläche darbietet.

Von den in den Magen eingeführten Stücken haben sich verkleinert der Knochen, der Knorpel und das Arterienstück. In den Knochen bildet die leimgebende Substanz den organischen Bestandteil. Dieselbe wird der Verdauung erst zugänglich, wenn die Knochensalze, aus phosphorsaurem und kohlensaurem Kalk bestehend, von der Salzsäure des Magens gelöst sind. Der Knorpel wird seines dichten Gefüges wegen ebenfalls schwer gelöst, wobei er in Leim, Eiweiß und Chondroitsäure zerfällt (vgl. Schmiedeberg, A. e. P. **28**, 1891, 355). In der Arterienwand ist es das elastische Gewebe, das dem Magensaft einen sehr großen Widerstand entgegensetzt, während die bindegewebigen Bestandteile leicht gelöst werden.

Vollständig unlöslich bleiben im Magensaft Haare und andere verhornte Epithelgebilde, ferner das in allen Zellkernen vorhandene Nuklein,

eine Verbindung von Eiweiß mit Nukleinsäure. Jedes Gewebe läßt bei seiner Verdauung im Magensaft solche unlösliche Bestandteile zurück, wodurch die trübe Beschaffenheit aller Verdauungsflüssigkeiten bedingt ist.

Die bisher ausschließlich betrachtete Spaltung der Eiweißkörper durch Pepsin und Salzsäure ist nur eine der Leistungen des Magens. Eine Veränderung besonderer Art erfährt die Milch, wenn sie frisch oder gekocht in den Magen gelangt. Wie bekannt, wird der wichtigste Eiweißkörper der Milch, das Kaseïn oder der Käsestoff, durch Säuren ausgefällt und fällt auch spontan aus, wenn man die frische Milch stehen läßt, weil ohne Sterilisation der Milchzucker bald in saure Gärung gerät, und dadurch die ursprünglich alkalische Reaktion der Milch allmählich in die saure umschlägt. Milch, die in den Magen gelangt, gerinnt ebenfalls, aber nicht bloß bei saurer, sondern auch bei neutraler und alkalischer Reaktion. Wird Milch in den nüchternen also salzsäurefreien Magen eingebracht, so tritt ihre Koagulierung sehr rasch ein, lange bevor ein Umschlag der Reaktion bemerkbar wird. Dieselbe Wirkung auf Milch haben Extrakte der Magenschleimhaut namentlich junger Tiere, die man mit Wasser, besser mit Glyzerin oder 10—15 % Kochsalzlösung ansetzt. Der wirksame, seiner Natur nach nicht näher bekannte Stoff wird als Lab oder Chymosin bezeichnet. Durch Erhitzen über 70° geht die Wirksamkeit verloren. Zur Gerinnung der Milch mit Lab ist die Anwesenheit von Calciumsalzen in Lösung notwendig (Hammarsten, J. f. T. 1872 und 1874 und Physiol. Chemie, Wiesbad. 1899, 398).

Ein weiterer im Magen stattfindender Vorgang ist die Spaltung oder Inversion des Rohrzuckers nach der Formel

$$C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O = C_6H_{12}O_6 + C_6H_{12}O_6$$

oder Rohrzucker + Wasser = Traubenzucker + Fruchtzucker.

Diese hydrolytische Spaltung tritt außerordentlich leicht ein. Digeriert man bei Körpertemperatur eine Rohrzuckerlösung mit Salzsäure von der Konzentration des Magensaftes, so gewinnt die Lösung nach wenigen Minuten reduzierende Eigenschaften.

Neuere Angaben über Spaltung der Fette im Magen (F. Volhard, 19. Kongr. f. inn. Med. 1901, 302) bedürfen noch der Bestätigung durch den Tierversuch. Hierbe müßtei besonders darauf geachtet werden, daß eine Rückstauung von pankreatischem Sekret vermieden wird.

Es ist schon oben auf die Verschiedenheit des Sekretes der beiden Magenhälften hingewiesen worden. Der Fundus hat eine dünne, stark gefärbte, im leeren Zustand gefaltete Schleimhaut, die wesentlich reicher an Drüsen ist als der pylorische Teil. Mall (Johns Hopkins Hospital Rep. **1**, 1893, 13) fand auf den Quadratcentimeter der Schleimhaut im pylorischen Teil etwa 1600, im Fundus etwa 4900 Drüsenausführungsgänge. Auch die Muskelhaut der beiden Abteilungen ist verschieden; während im Fundus die Fasern in verwickelter Weise teils schräg, teils

schlingenförmig verlaufen, zerfallen sie im Pylorusteil in zwei scharf getrennte Schichten, eine äußere Längs- und eine innere Querschicht nach Art der Darmmuskulatur. Die Dicke der Muskelschichten nimmt von der Cardia gegen den Pylorus allmählich zu und erreicht im Sphincter pylori ihre größte Mächtigkeit (Mall a. a. O. 9).

Die Bewegungen des Magens. Aus Beobachtungen an bloßgelegten Eingeweiden war bekannt, daß die beiden Hälften des Magens eine ungleiche Beweglichkeit besitzen. Im Jahre 1895 hat dann Moritz durch Versuche am Menschen gezeigt, daß eine in den Magen eingeführte Sonde verschiedenen Druckschwankungen ausgesetzt ist, je nachdem sie mit ihrem Ende im Fundus oder im Pylorus liegt (Z. f. B. **32**, 1895, 313). Der Druck im Fundus zeigt zunächst rhythmische, durch die Herz- und Atembewegungen bedingte Schwankungen, deren Exkursionen bei ruhiger Atmung 6—8 cm Wasser betragen. Daneben beobachtet man zuweilen kleine Druckänderungen von 2—5 cm Wasser, die offenbar von diesem Teil des Magens selbst erzeugt sind und nur während einer Verdauungsperiode auftreten. Im Pylorusteil des Magens erfährt die Sonde dagegen sehr erhebliche Druckschwankungen, die in regelmäßigen Intervallen von 15—20 Sekunden aufeinanderfolgen und bis zu 50 cm Wasser ansteigen. In jüngster Zeit hat endlich Cannon (Am. J. of P. **3**, 1898, 359) an Katzen die Bewegungen des Magens mit Hilfe von Röntgenstrahlen untersucht. Um den Mageninhalt sichtbar zu machen, mischte er das Futter mit basischem Wismutnitrat. Er fand im Fundus nur geringfügige Bewegungen, die im wesentlichen darin bestanden, daß sich die Magenwände um den immer mehr schwindenden Inhalt langsam kontrahierten. Nach Bayliss und Starling (Brit. Med. J. 13. Sept. 1902) kommen aber auch im Fundus leichte peristaltische Bewegungen vor. Der Pylorusteil macht dagegen regelmäßige peristaltische Kontraktionen, die anfangs nur in der Nähe des Pförtners sich abspielen und ganz seicht sind, später aber mehr und mehr von der Mitte des Magens ausgehen und gegen den Pförtner fortschreiten, wobei sie sich gleichzeitig vertiefen. Während also der Fundus den Mageninhalt unter leichten Druck hält und anscheinend die gelösten Teile von den noch festen abpreßt, befördert der Pylorusteil die gelösten Teile gegen den Darm. In Übereinstimmung damit steht die Beobachtung v. Merings (Verh. d. 12. Kongr. f. inn. Med. Wiesbaden 1893), daß bei Hunden mit hoher Duodenalfistel der Inhalt des Magens in einzelnen Schüben oder Güssen in den Darm hinübergetrieben wird und dasselbe hat auch Moritz gesehen. Übrigens ist der Pförtner in hohem Maße empfindlich gegen die Konsistenz des Mageninhalts. Während flüssige oder breiige Massen leicht hindurchtreten, werden feste Bestandteile lange zurückgehalten und treten erst gegen Ende der Verdauungsperiode in den Darm. Auf diese Weise

erklärt sich, daß nicht jede am Pförtner ankommende peristaltische Welle Mageninhalt in den Darm treibt. Nach Cannon kommen auch antiperistaltische Bewegungen vor.

Nach diesen Erfahrungen ist begreiflich, daß die aufgenommene Nahrung verschieden lange im Magen verweilt, je nach Beschaffenheit und Menge. Flüssigkeiten erscheinen sehr bald nach der Aufnahme im Darm, während eine reichliche Mahlzeit vieler Stunden zu ihrer Bewältigung bedarf.

Öffnet man an einem in voller Verdauung getöteten Tier den Magen, so fällt die relative Trockenheit des Inhalts auf. Die verschluckte Nahrung ist in mehr oder weniger angedautem Zustande eng zusammengepackt z. T. auch wohl zu breiigen Massen eingeschmolzen, größere Flüssigkeitsansammlungen fehlen. Solange die Nahrung im Fundus verweilt, findet keine Mischung oder Durchknetung statt, vielmehr geht von der Schleimhautoberfläche der Lösungsprozeß allmählich weiterschreitend vor sich. Prüft man die Reaktion des Mageninhalts, so findet man sie zwar in der Nähe der Schleimhaut stets stark sauer, im Innern der Nahrungsmasse kann jedoch neutrale und selbst, vom Speichel herrührend, alkalische Reaktion herrschen.

Da gleichzeitig, wie Schierbeck gezeigt hat (Sk. A. **3**, 1891, 437 und **5**, 1893, 1), im verdauenden Magen eine hohe Kohlensäurespannung herrscht, so sind die Bedingungen für die Fortsetzung der Speichelwirkung außerordentlich günstig. Die Albumosenchlorhydrate gestatten die Speichelwirkung sogar bei saurer Reaktion (vgl. Süssl, Diss., Würzb. 1895). Die Versuche von Joh. Müller (19. Kongr. f. i. Med.) haben in der Tat gezeigt, daß die Verzuckerung der Stärke innerhalb der ersten Verdauungsstunde eine sehr weitgehende und bei geeigneter Zubereitung sogar eine vollständige sein kann. Wird endlich im Pförtnerteil des Magens durch die dort stattfindenden energischen Bewegungen eine gleichmäßige Durchmischung und Säuerung herbeigeführt, so wird der Prozeß der Zuckerbildung voraussichtlich zwar zum Stillstand kommen, ohne daß jedoch das Enzym zerstört zu werden braucht (vgl. Süssl, a. a. O.).

Die Bedeutung der Salzsäure des Magensaftes ist nicht erschöpft durch die quellende und die Lösung unterstützende Wirkung auf die koagulierten Eiweißkörper, sondern sie besitzt auch eine sehr ausgesprochene fäulniswidrige Wirkung. Wenn auch gewisse, selbst pathogene Keime wie z. B. der Tuberkelbacillus ihr widerstehen können, so werden sie doch geschwächt, die meisten aber getötet. Nur die saure Gärungen hervorrufenden Spaltpilze sind wenig empfindlich und können daher mit der Nahrung in den Darm übertreten, wo ihre Produkte regelmäßig nachzuweisen sind (S. 163). Man vgl. auch Bunge, Physiol. Chem., Leipzig 1894, 9. Vorlesung. Der antiseptischen Wirkung des Magensaftes ist es wesentlich zuzuschreiben, daß die Ernährung mit faulenden und gärenden Stoffen

eine so große Rolle bei den Tieren spielen kann und daß auch der erwachsene Mensch gegen keimreiche Nahrung relativ wenig empfindlich ist.

Die Magenwände sind für Wasser ziemlich leicht durchgängig, weniger für die darin gelösten Stoffe. Es wandert daher je nach dem Konzentrationsgefälle Wasser aus dem Lumen in die Schleimhaut oder in umgekehrter Richtung. Im ersten Falle spricht man von Resorption, im zweiten von Absonderung oder Sekretion; es wird aber richtiger sein, hier, wo es sich nur um Wasserbewegungen zum Ausgleich der osmotischen Drücke handelt, von einem osmotischen Ausgleich und in bezug auf die gelösten Stoffe von Diffusion zu sprechen.

Die Wasserbewegung in den Magen läßt sich demonstriren, wenn man, wie dies von Mering getan hat, hypertonische Lösungen in den Magen einführt und durch eine Duodenalfistel die austretende Flüssigkeit wieder auffängt (13. Kongr. f. i. Med., Wiesb. 1893, 471). Wurden z. B. 400 cm^3 einer 7,5 % Kochsalzlösung in den Magen eingeführt, so flossen in 95 Minuten 787 ^{3} cm Flüssigkeit mit 4,8 — 1,3 % Kochsalz ab. Im ganzen wurden 23,5 gr Kochsalz wieder gewonnen, 6,5 gr sind in die Schleimhaut diffundiert. Der Ausgleich des osmotischen Druckes zwischen Mageninhalt und Gewebsflüssigkeit ist nahezu erreicht worden.

Die Erfahrung, daß im Magensaft gelöste Stoffe in geringer Menge in die Schleimhaut eindringen, steht wohl auch in Zusammenhang mit der von Pawlow entdeckten merkwürdigen Abhängigkeit der Magensekretion von der Beschaffenheit der eingeführten Nahrung (Arbeit der Verdauungsdrüsen, Wiesbaden 1898, 41 ff.). Menge, zeitlicher Verlauf der Absonderung, Säuregehalt und Enzymreichtum des Saftes waren verschieden, je nachdem Brot, Fleisch oder Milch verfüttert worden war. Hierher gehört auch die Beobachtung, daß Stärke, die für sich allein keine Sekretion auslöst, in Verbindung mit Eiweiß einen besonders verdauungskräftigen Saft liefert (Pawlow, a. a. O., 134). Die Beobachtung ist nach Joh. Müller auch für den Menschen gültig. (Würzburger Verh. N. F. **35**, 1903, 108). Zur Erklärung dieser Regulationen wird ein nervöser Reflexapparat angenommen, dessen zentripetale Fasern von der eingeführten Nahrung erregt werden und dann ihre Erregung auf die Drüsennerven übertragen sollen. Es würde sich also um eine Art Geschmacksorgan handeln, dessen Erregungen allerdings niemals bewußt werden.

Darmverdauung.

Sobald der Mageninhalt durch den Pförtner in den Darm übertritt, beginnt seine Vermischung mit drei Säften, die von der Leber, der Bauchspeicheldrüse und der Darmschleimhaut, speziell deren Krypten gebildet werden: Galle, Bauchspeichel und Darmsaft. Die hierdurch bewirkten Veränderungen sollen im folgenden einzeln betrachtet werden.

I. Die Galle tritt an der Grenze zwischen mittlerem und unterem Drittel des Duodenums in den Darm. Bindet man eine Kanüle in den Ductus choledochus, so findet man, daß im Gegensatz zu den bisher untersuchten Drüsen die Absonderung beständig vor sich geht und daß es einer Nervenreizung nicht bedarf. Es ist auch nicht bekannt, daß auf Durchschneidung oder Reizung von Nerven Änderungen der Absonderung eintreten, die direkt auf den Eingriff bezogen werden könnten. Wohl aber wird durch Änderung der Gefäßweite oder des Blutdrucks in der Leber mittelbar auch die Absonderung der Galle berührt. Die Art der Ernährung ist zweifellos von Einfluß; im Hunger sinkt die Absonderung, bei Nahrungszufuhr steigt sie, am stärksten bei Zufuhr von Fleisch. (Vgl. Heidenhain, Handb., Leipzig 1883, V, **1**, 251.) Die tägliche Gallenabsonderung des Menschen wird zwischen 500 und 1000 cm^3 geschätzt.

Die Gallenmenge, die sich während einer bestimmten Zeitperiode in den Darm ergießt, ist indessen nicht nur von der Absonderungstätigkeit der Leber, sondern auch von der Wegsamkeit der Gallengänge abhängig. Durch einen noch unbekannten Mechanismus können diese muskelreichen Röhren so innerviert werden, daß die Galle aus der Leber entweder in die Gallenblase oder direkt in den Darm gelangt, bezw. die Blase sich dahin entleert. Aufspeicherung der Galle in der Blase findet namentlich im Hunger statt. Die Galle wird dort wasserärmer, also konzentrierter, wenigstens was ihre organischen Bestandteile betrifft. Gleichzeitig bereichert sie sich mit Schleim aus den Drüsen der Gallenblase, so daß sie eine zähe, fadenziehende Beschaffenheit annimmt. Die anorganischen Bestandteile bleiben konstant oder nehmen sogar ab, soweit die vorliegenden Analysen ein Urteil erlauben. (Vgl. Bunge, physiol. Chemie, Leipzig 1894, 192 und 193.) Es ist daher noch nicht zu übersehen, ob und welche Änderung im osmotischen Druck eintritt. Der gesamte Trockengehalt steigt auf alle Fälle von etwa 2 bis 14 % und darüber. Über die Anatomie der Gallengänge und Blase (vgl. Sudler, Johns Hopkins Hospital Bulletin, **12**, 1901, 126).

Versucht man durch ein in den Gallengang gesetztes Manometer den sog. Absonderungsdruck zu messen, so erhält man Werte, die kaum $^1/_{50}$ Atmosphäre erreichen. (Vgl. Bürker, A. g. P. **83**, 1901, 241.) Der wirkliche Sekretionsdruck, d. h. der Druck, der die Absonderung der Galle aus den Leberzellen verhindern würde, ist nicht zu bestimmen, weil die Galle schon bei dem oben genannten Drucke in die Lymphgefäße und schließlich ins Blut übertritt, von wo sie in alle Gewebe und Säfte des Körpers diffundiert und einen Zustand herbeiführt, der als Gelbsucht oder Icterus bekannt ist. Unterbindet man außer dem Gallengang auch noch den Milchbrustgang, so läßt sich der Eintritt des Icterus um Tage oder Wochen verzögern. (Kufferath, A. f. P. 1880, von Frey und Harley, 11. Kongr. f. i. Med., Wiesbaden 1892, Harley, A. f. P.

1893, 291.) Über die hier maßgebenden anatomischen Verhältnisse vgl. Mall, Proc. Amer. Anatomists 1900.

Die Anwesenheit von Galle in einer Flüssigkeit kann sichergestellt werden durch den Nachweis der beiden für sie charakteristischen und normalerweise nur in ihr vorkommenden Bestandteile, der Gallenfarbstoffe und der Gallensäuren.

Die Farben frischer Gallen sind durch zwei Farbstoffe bedingt, die als Bilirubin und Biliverdin bezeichnet werden und in sehr variablen Mengenverhältnissen vorkommen. Beim Fleichfresser überwiegt das Bilirubin und die Gallen sind daher goldgelb bis bräunlich. Bei den Pflanzenfressern dominiert meistens das Biliverdin und verleiht den Gallen eine mehr oder weniger reine grüne Farbe. Biliverdin entsteht aus Bilirubin durch Aufnahme von Sauerstoff, ein Vorgang, der sich schon beim Stehen an der Luft vollzieht. Durch kräftig oxydierende Mittel, wie z. B. Salpetersäure, die etwas salpetrige Säure enthält, können noch weitere Oxydationsstufen von blauer, roter und brauner Farbe erzeugt werden, die sich in Form farbiger Ringe übereinander ordnen, wenn die Säure vorsichtig mit der gallehaltigen Flüssigkeit überschichtet wird. Dies ist die Gmelinsche Probe auf Gallenfarbstoffe.

Die Gallenfarbstoffe sind Abkömmlinge des Blutfarbstoffes. Die Beziehung zwischen beiden wird durch folgende von Nencki aufgestellte Formel bestimmt (A. e. P. **24**, 1888, 430):

$$\underset{\text{Hämatin}}{C_{32}H_{32}N_4O_4Fe} + 2H_2O - Fe = \underset{\text{Bilirubin}}{C_{32}H_{36}N_4O_6} \text{ oder } 2C_{16}H_{18}N_2O_3.$$

Das dem Hämatin eigentümliche Eisen geht also nicht in den Gallenfarbstoff über, sondern bleibt in irgend einer Verbindung in der Leber zurück. Durch naszierenden Wasserstoff wird das Bilirubin in Hydrobilirubin $C_{32}H_{40}N_4O_7$ übergeführt (Maly, Ann. d. C. **163**, 1872, 77), ein Farbstoff, der dem Urobilin des Harns und dem Stercobilin des Darminhalts sehr ähnlich ist.

Die Verwandtschaft des Gallen- und Blutfarbstoffes wird indessen nicht nur durch die Zwischenprodukte, sondern auch dadurch bewiesen, daß alle zur Zerstörung von Blutkörperchen führenden Eingriffe auch eine vermehrte Bildung von Gallenfarbstoff zur Folge haben. Gleichzeitig wird die Galle so zähe, daß der Abfluß durch die Gallengänge erschwert ist. Es entwickelt sich infolge dessen ein erheblicher Sekretionsdruck durch den die Galle z. T. in die Lymphräume hinübergepreßt wird. Auf diese Weise entsteht Icterus ohne Verschluß oder Verengerung der Gallenwege, früher als hämatogener Icterus dem hepatogenen gegenübergestellt. (Vgl. Krehl, patholog. Physiologie, Leipzig 1898, 285/86.)

Das Bilirubin ist in Wasser nicht löslich, wohl aber in Alkalien. Setzt man zu Galle oder zu einer Lösung von Bilirubinalkali ein lösliches

Kalksalz, so fällt unlöslicher Bilirubinkalk aus. Letzterer ist der wesentliche Bestandteil der dunklen Gallensteine oder Pigmentsteine.

Während die Gallenfarbstoffe stets nur in geringer Menge (0,5 bis 1 p. M.) in der Galle vorkommen, bilden die Alkalisalze der Gallensäuren (die Cholate) den größten Teil des Trockenrückstandes. Der Gehalt an Cholaten ist in der Lebergalle 1—2%, in der Blasengalle kann er auf 10 Prozent und darüber steigen. Die Eigenschaften der Galle sind also hauptsächlich durch diesen Bestandteil bedingt.

In den Cholaten der menschlichen und vieler tierischen Gallen finden sich 2 Gallensäuren, die Glykocholsäure und die Taurocholsäure, in wechselnden Mengenverhältnissen. In der Ochsengalle und in der vieler anderen Pflanzenfresser überwiegt die Glykocholsäure, ebenso in der menschlichen Galle. Beim Fleischfresser, besonders beim Hunde, überwiegt die Taurocholsäure.

Die gallensauren Alkalien sind leicht löslich in Wasser und Alkohol. Aus der alkoholischen Lösung werden sie durch Äther im Überschuß krystallinisch ausgefällt. (Plattners krystallisierte Galle, 1844.) Durch stärkere Säuren werden die gallensauren Alkalien zerlegt, wobei die in Wasser schwer lösliche Glykocholsäure ausfällt, während die Taurocholsäure in Lösung bleibt und sogar Glykocholsäure in Lösung halten kann.

Durch hydrolysierende Mittel werden die Gallensäuren gespalten nach der Gleichung

Glykocholsäure + Wasser = Glykokoll + Cholalsäure,
Taurocholsäure + Wasser = Taurin + Cholalsäure.

Glykokoll (Aminoessigsäure $NH_2 — CH_2 — COOH$) und Taurin (Aminoäthylsulfonsäure $NH_2 — CH_2 — CH_2 — SO_3H$) erweisen sich durch ihren Stickstoff- bezw. Schwefelgehalt als Abkömmlinge des Eiweißes; beide sind mit derselben einbasischen Oxysäure (Cholalsäure $C_{24}H_{40}O_5$) von unbekannter Konstitution verbunden.

Regelmäßig, wenn auch in kleineren Mengen, finden sich in der Galle Fette und Fettsäuren, ferner Lecithin und Cholesterin, Bestandteile, die in Wasser praktisch unlöslich sind, aber durch die Cholate in Lösung erhalten werden. Lecithin und Cholesterin kommen im Pflanzen- wie Tierreich in weitester Verbreitung vor und es ist, wie S. 25 erörtert wurde, wahrscheinlich, daß die osmotischen Eigenschaften der Zellen im wesentlichen auf die Imprägnation des Protoplasmas, besonders in den oberflächlichen Schichten, mit diesen Stoffen zurückzuführen sind. Da die Galle ein Lösungsmittel für diese Stoffe ist, so wird sie dieselben den Zellen entziehen, wo immer sie mit solchen in Berührung tritt. Es ist daher verständlich, daß die Galle sich schon an ihrem Entstehungsorte in der Leber mit diesen Stoffen beladt, mit Cholesterin oft geradezu gesättigt ist (Moore und Parker, Proc. R. S. **68**, 1901, 64), so daß dasselbe leicht in Form von Konkrementen ausfällt (vgl. Naunyn,

Cholelithiasis, Leipzig, 1891). Anderseits ist durch den Gehalt der Galle an Lecithin und Cholesterin die Gefahr einer Schädigung der Epithelien, mit denen die Galle weiterhin in Berührung tritt, vermindert.

Von besonderer Bedeutung für die Resorption der Fette ist die Fähigkeit der Galle, Fettsäuren und Seifen zu lösen. Fettsäuren können in dreifacher Weise von der Galle aufgenommen werden.

1. Von dem Wasser der Galle, denn Fettsäuren sind in Wasser nicht völlig unlöslich. Ölsäure z. B. löst sich in Wasser etwa im Verhältnis 1 : 500000, Palmitinsäure und Stearinsäure in noch kleineren Verhältnissen.

2. Kann Galle Fettsäuren binden infolge ihres Gehaltes an kohlensaurem Natron und zwar kann 1 Gewichtsteil des sekundären Salzes $2\,^2/_3$ Gewichtsteile Ölsäure in Natriumoleat verwandeln. Für eine Sodalösung von 0,2 %, wie sie etwa dem Alkaligehalt der Galle entspricht, würde dies der Verseifung von ungefähr 0,5 % Fettsäure entsprechen. In Wirklichkeit kann natürlich von einer so vollständigen Verseifung nicht die Rede sein, da bei gleichzeitiger Anwesenheit von Fettsäuren und freier Kohlensäure sich beide Säuren an der Bindung des Alkalis beteiligen werden, so daß man in erster Annäherung die Verseifung von $^1/_4$ % Fettsäuren erwarten könnte.

3. Noch größer ist die Fettsäuremenge, welche die Galle durch ihre Cholate in Lösung oder lockerer Bindung (?) aufnehmen kann. Moore und Rockwood (J. of P. **21**, 1897, 58) fanden die von 100 cm³ Ochsengalle aufgenommenen Mengen von Ölsäure gleich 4—5 %, von Fettsäuren des Schweineschmalzes 3,5 % u. s. f. Noch wesentlich höhere Werte fand Pflüger (A. g. P. 88, 1902, 299 u. 431), wenn er Galle mit Sodalösung von 1 % versetzte. Hierbei sind die Fettsäuren in einer Form in der Galle enthalten, daß sie durch Äther fast vollständig wieder gewonnen werden können. Auf die Wichtigkeit dieser Befunde wird weiter unten zurückzukommen sein.

Als Beispiel für das Lösungsvermögen der Galle möge folgender Versuch dienen: Von 2 Glaskölbchen A und B wurde A mit 100 cm³ Sodalösung von 0,2 %, B mit 100 cm³ Ochsengalle beschickt, wozu beiderseits noch 2 cm³ Ölsäure gegeben wurden. Beide Gefässe wurden hierauf in den Wärmeschrank gestellt und öfters geschüttelt. Nach einigen Stunden hat sich in B die Ölsäure klar gelöst, während in A (der Sodalösung) fast die ganze Menge der Ölsäure noch auf der Oberfläche schwimmt und nur eine kleine Menge Seife entstanden ist.

II. Das Sekret des Pankreas, der sog. Bauchspeichel, ergießt sich beim Menschen durch eine mit dem Gallengange gemeinsame Mündung in den Darm. Zum Studium dieser Absonderung ist die Anlegung einer Fistel nötig. Die Operation ist indessen gerade bei dieser Drüse mit

eigentümlichen Schwierigkeiten verknüpft. Begnügt man sich mit einer Fistel für kurze Beobachtung, sog. temporäre Fistel, indem man eine Kanüle in den Gang einbindet, so erhält man außerordentlich häufig überhaupt kein Sekret. Durch die mit der Operation verbundene Reizung wird die Absonderung gehemmt. Trifft man Maßnahmen, um die Fistel längere Zeit, Tage und Wochen offen zu halten, so stößt man auf eine neue Schwierigkeit, die darin besteht, daß die Absonderung dauernd und abundant wird infolge von Entzündungen, die leicht die Drüse befallen. Erst durch Heidenhain (Handb. d. Physiol. Leipzg. 1880. V. **1**, 178) und namentlich durch Pawlow (Arbeit der Verdauungsdrüsen, Wiesb. 1898, 7 ff.) sind die mannigfachen Schwierigkeiten überwunden worden. Die permanente Fistel wird jetzt so angelegt, daß ein Stück des Duodenum reseziert und mitsamt dem Ausführungsgang der Drüse in die Bauchhaut eingeheilt wird. Die Operation ist nur durchführbar an Tieren, an denen, wie beim Hunde, der pankreatische Gang selbständig in das Duodenum mündet. (Vgl. Cl. Bernard, Suppl. aux C. R. **1**, Paris 1856.)

Weiterhin muss auch die Wartung der operierten Tiere mit der nötigen Sorgfalt betrieben, namentlich dafür gesorgt werden, daß das ausfließende Sekret die Haut nicht zu sehr anätzt, und daß eine eigentümliche dem Tiere drohende Kachexie durch geeignetes Futter und Zufuhr von Alkalien vermieden wird. Unter diesen Voraussetzungen lassen sich derartige Tiere monate- und jahrelang beobachten (Pawlow a. a. O.).

Hierbei lässt sich konstatieren, dass die Sekretion nicht kontinuierlich erfolgt, sondern durch die Mahlzeiten hervorgerufen wird. Die periodische Absonderung wird durch einen Reflexvorgang ausgelöst. Ein Teil der zentrifugalen Bahnen des Reflexes verläuft durch den N. vagus. Dies folgt aus der Erfahrung, daß nach Durchschneidung des Vagus am Halse, Reizung des distalen Stumpfes eine Absonderung herbeiführen kann. Der Erfolg wird beeinträchtigt durch die gleichzeitige Wirkung des Nerven auf das Herz. Um diese Komplikation zu vermeiden, hat Pawlow den Kunstgriff gebraucht, den Nerv erst einige Tage nach der Durchschneidung zu reizen. Die hemmenden Herzfasern sind dann bereits so weit degeneriert, daß eine stärkere Änderung der Schlagzahl nicht mehr auftritt. Unter solchen Bedingungen wirkt der Vagus sicher sekretionserregend auf die Drüse, doch tritt der Erfolg nicht, wie an den Speicheldrüsen des Mundes, sogleich mit Beginn der Reizung ein. (Pawlow a. a. O. S. 73 ff.).

Auch der Sympathicus wirkt sekrettreibend auf die Drüse, wenn die Reizung derart ausgeführt wird, daß die gefäßverengernde Wirkung des Nerven ausgeschlossen bleibt. (Pawlow a. a. O. S. 77).

Die zentripetale Bahn des Reflexes geht vom Duodenum aus. Wasser, Salzlösungen, namentlich aber Säuren, die in das Duodenum eingeführt werden, regen die Sekretion an, während sie durch Alkalien gehemmt wird. Wirksam sind ferner die Nahrungsstoffe und deren Umwandlungsprodukte,

wobei sich gezeigt hat, daß die zeitliche Entwickelung der Absonderung, ja selbst die chemische Wirksamkeit des Saftes von der Natur der genossenen Nahrung beeinflußt wird (Pawlowa. a. O. S. 147 ff.). In jüngster Zeit haben Bayliss und Starling (C. f. P. 15. Februar 1902) gefunden, daß saure Extrakte aus der Schleimhaut des Duodenums oder Jejunums ins Blut gespritzt die Sekretion des Pankreas einleiten. Es ist daher sehr wohl möglich, daß die Wirkung der Säuren nicht auf einem Reflex, sondern auf einer chemischen, durch das Blut vermittelten Fernwirkung auf die Drüse beruht.

Der normale Bauchspeichel stellt eine dickflüssige, an gelösten Substanzen reiche Absonderung dar, farblos und klar und von stark alkalischer Reaktion, entsprechend einer Sodalösung von 0,2—0,4 %. Der Hauptbestandteil des Trockenrückstandes ist Eiweiß, das sich bis zu 10 % in dem Safte findet, so daß er beim Erhitzen wie Blutserum zu einer festen Masse gesteht. Durch sein Alkali beteiligt er sich zusammen mit der Galle an der Neutralisation der etwa noch in freiem Zustande in den Darm gelangenden Salzsäure. Er besitzt weiter die Fähigkeit, auf die Nahrungsbestandteile chemisch einzuwirken, indem er sie hydrolytisch spaltet.

Glücklicherweise lassen sich letztere Wirkungen beobachten, ohne daß man auf die schwierige Gewinnung von Bauchspeichel angewiesen ist. Zu diesem Zwecke entnimmt man dem getöteten Tiere die Drüse, zerkleinert sie und zieht sie mit Glyzerin aus. (In bezug auf die hierbei zu beobachtenden Regeln vgl. Heidenhain, Handb. d. Physiol. Leipzig 1880, V, 1, 188).

Die Wirkungen des Glyzerinauszuges auf die Nahrungsbestandteile haben, wie die des frischen Bauchspeichels den Charakter enzymatischer Prozesse. Sie erstrecken sich sowohl auf Kohlehydrate, wie auf Fette und Eiweißkörper. Man schreibt daher dem Bauchspeichel den Besitz von drei Enzymen zu:

1. Ein Enzym, Amylopsin genannt, das Stärke verzuckert, speziell in Maltose und zum Teil in Dextrose überführt. Hierdurch wird die bereits im Munde begonnene und im Magen fortgesetzte Verdauung der Stärke weitergeführt. Soweit bekannt, sind die bei dieser Umwandlung auftretenden Zwischenprodukte dieselben für den Mund- wie für den Bauchspeichel. Nach neueren Untersuchungen von Weinland (Z. f. B. **38**, 1899, 607) enthält der pankreatische Saft auch ein den Milchzucker spaltendes Ferment, die Laktase.

2. Ein Enzym, Steapsin genannt, das die Neutralfette in Glyzerin und Fettsäuren spaltet. Die spaltende Wirkung läßt sich auf folgende Weise demonstrieren: Man verschafft sich neutrales, d. h. von Ölsäure freies Öl, versetzt es mit dem frischen Glyzerinextrakt der Drüse und läßt unter häufigem Schütteln bei Körpertemperatur stehen. Der Zweck des Schüttelns ist die geringe Berührungsfläche zwischen wässeriger

Enzymlösung und Öl zu vergrössern und dadurch die Wirkung zu beschleunigen. Nach einiger Zeit überschichtet man die Flüssigkeit mit Petroläther, schüttelt wiederholt tüchtig durch, wartet die Sonderung der Schichten ab und gießt dann den Petroläther in eine alkoholische Lösung von Rosolsäure, welche die Anwesenheit freier Fettsäure durch den Farbenumschlag aus rosa in gelb erkennen lässt.

3. Ein Enzym, Trypsin genannt, welches Eiweiß hydrolytisch spaltet. Zum Nachweise dieser Wirkung kann man eines der Präparate benutzen, die unter dem Namen Pankreatin oder Trypsin in den Handel kommen und die entweder trockene Pulver oder glyzerinige Auszüge darstellen. Man setzt diese Präparate mit Sodalösungen von 0,2 % an, fügt eine Fibrinflocke hinzu und stellt sie in den Wärmeschrank. Die Flocke verkleinert sich allmählich und löst sich schließlich ohne vorher zu quellen. Um Fäulnis auszuschließen, empfiehlt es sich, etwas Chloroform oder Thymol zuzusetzen.

Die genauere Untersuchung der Lösung ergibt, daß aus dem Fibrin zunächst wie bei der Magenverdauung in der Hitze gerinnende Eiweißkörper hervorgehen und daraus weiter Albumosen und Peptone. Doch zeigen sich gegenüber der Magenverdauung und ihren Produkten mehrfache Unterschiede:

1. Tritt die Lösung sowohl bei alkalischer, wie neutraler oder von organischen Säuren saurer Reaktion ein (Schierbeck, Sk. A. **3**, 1891, 367; Röschens, Diss.. Würzburg 1896), unterbleibt aber, wenn die saure Reaktion von einer anorganischen Säure herrührt.

2. Die Lösung durch das Trypsin erfolgt stets langsamer als unter entsprechenden Bedingungen durch das Pepsin.

3. Nach Lösung der Flocke wandeln sich die entstandenen koagulierenden Eiweißkörper sofort in sekundäre Albumosen und weiterhin in Peptone um. (Neumeister, Physiol. Chemie, Jena 1897, 246.)

4. Die Spaltung ist mit dem Auftreten der Peptone nicht beendet, sondern schreitet weiter fort zu krystallinischen Produkten. Bei genügend lang fortgesetzter Verdauung verschwinden schliesslich die Peptone und die Biuretreaktion (Kutscher, Marburger Habilitationsschrift, Straßburg 1899).

5. Die als Zwischenprodukte auftretenden Albumosen und Peptone sind voraussichtlich verschieden von denen der Pepsinverdauung, weil bei der pankreatischen Verdauung das optische Drehungsvermögen der Lösung abnimmt, bei der Pepsinverdauung dagegen zunimmt (Gürber, Festschr. der physik.-med. Ges. Würzburg 1899, 73).

6. Das Trypsin ist im stande, das für das Pepsin unangreifbare Nuklein, sowie das schwer verdauliche Elastin zu lösen, während rohes Kollagen von ihm nicht verarbeitet werden kann. Keratin widersteht der tryptischen Wirkung ebenso wie der peptischen.

7. Globulinlösungen, sowie Lösungen, die aus einem Gemisch von Globulin und Albumin bestehen, werden vom Trypsin nicht angegriffen. (Ring, Würzh. Verh. N. F. **35**, 1901, 1). Mit dieser Beobachtung steht vielleicht in Zusammenhang die von Weinland gefundene Tatsache, daß die Gewebe des Körpers, insbesondere der Darm durch ein „Antitrypsin" vor der Selbstverdauung durch Trypsin geschützt sind (vergl. oben S. 146 und Z. f. B. **46**, 1902, 1 u. 45).

Von den kristallinischen Produkten der im Glase durchgeführten tryptischen Verdauung sind von Kutscher (Marburger Habilitationsschrift, Straßburg 1899) bisher folgende Stoffe isoliert worden: Arginin, Lysin, Histidin, Ammoniak, Asparaginsäure und Glutaminsäure. Es ist damit der Beweis geliefert, daß die tryptische Spaltung der durch Säuren bewirkten durchaus ähnlich verläuft. Über die durch hydrolytische Spaltung zu erzielenden Abbauprodukte und damit über den Bau des Eiweißmoleküls haben in neuerer Zeit namentlich die Arbeiten von Kossel und dessen Schülern (Kossel und Kutscher, Z. f. phl. C. **31**, 1900, 165, Kossel, B. d. D. C. G. **34**, 1901, 3214), sowie von E. Fischer (Z. phl. C. **33**, 1901, 151 u. 412) Licht verbreitet. Nach denselben unterscheidet man als wesentliche Bestandteile aller echten Eiweißkörper:

1. Hexonbasen. Es sind deren drei bekannt: Arginin $C_6H_{14}N_4O_2$, Lysin $C_6H_{14}N_2O_2$ und Histidin $C_6H_9N_3O_2$, die in verschiedenen Mengenverhältnissen und auch einzeln oder zu zweit in den Eiweißkörpern vorkommen. Über die Geschichte und Konstitution dieser Basen vgl. E. Schulze und Winterstein (E. d. P. **1**, 1902, 32) und S. Fränkel (Wiener Ber. **112**, IIb, 1903).

2. Monoaminosäuren einer größeren Zahl einbasischer und zweibasischer Säuren der aliphatischen Reihe. Dahin gehören Glykokoll, Alanin, das seit langem bekannte Leucin, Asparagin- und Glutaminsäure.

3. Aromatische Gruppen, wahrscheinlich in drei verschiedenen Bindungsweisen (vgl. Kossel, B. D. C. G. **34**, 1901, 3226). Hierzu gehört das schon früh als Fäulnisprodukt erkannte Tyrosin.

4. Furfurol (v. Udranzky, Z. phl. C. **12**, 1888, 389), vielleicht hervorgehend aus einer im Eiweiß enthaltenen Kohlehydratgruppe.

5. Pyrrolidin-α-Karbonsäure (E. Fischer, a. a. O.)

6. Cysteïn oder Cystin und neben diesen, in gewissen Eiweißkörpern und in geringerer Menge, wahrscheinlich noch andere schwefelhaltige organische Verbindungen (Mörner, Z. phl. C. **34**, 1902, 207).

7. Kohlenstoffreiche, wasserstoff- und stickstoffarme Substanzen, die als Huminsubstanzen zusammengefaßt werden.

Je nach der Natur der zerlegten Eiweißkörper sind die Zersetzungsprodukte nach Zahl und Menge verschieden. Besonders einfach gebaute Eiweißkörper, wie die Protamine, bestehen zu 80 und mehr % aus den

Hexonbasen, während bei anderen die Aminosäuren stärker in den Vordergrund treten. Übrigens ist die Ausbeute an isolierbaren Spaltungsprodukten bei den meisten der untersuchten Eiweißkörper noch so gering, daß ein befriedigender Einblick in ihre Zusammensetzung noch fehlt.

III. Die dritte Absonderung, die sich auf den Darminhalt ergießt, ist der Darmsaft, ein Produkt des Darmepithels, insbesondere der Darmkrypten, deren es im Dünndarm des Hundes ungefähr 16 Millionen gibt (Mall, Leipz. Abh. **14**, 1887, 163). Zur Gewinnung von Darmsaft werden Darmfisteln angelegt, d. h. es wird eine Darmschlinge unter Schonung des Gekröses von dem übrigen Darm abgetrennt, die Stümpfe des letzteren wieder vernäht und hierauf die isolierte Schlinge an einem Ende geschlossen, mit dem anderen in die Bauchwunde eingeheilt.

Die Absonderung ist bei manchen Tieren intermittierend, bei anderen kontinuierlich (Pregl, A. g. P. **61**, 1895, 359), aber nach Nahrungsaufnahme verstärkt. Die abgesonderten Mengen sind gering. Der Saft, eine farblose oder gelbliche, stark alkalische Flüssigkeit, ist im oberen Teil des Darms schleimig und gallertig, im unteren Teil dünnflüssig und durch Flocken getrübt (Röhmann, A. g. P. **41**, 1884, 411; Kutscher und Seemann, Z. phl. Ch. **35**, 1902, 442); er enthält 1—2% Eiweiß und etwa 1% Salze, vorwiegend Kochsalz und kohlensaures Natron. Es liegen auch Beobachtungen an menschlichen Darmfisteln vor (Tubby und Manning, Guys Hospital Rep. **48**, 1891, 271; Nagano, Mitt. a. d. Grenzgeb. d. M. u. C. **9**, 1902, 393).

Was die Wirkung des Darmsafts betrifft, so ist er als alkalische Flüssigkeit im stande, Fettsäuren zu verseifen und dadurch saure Fette zu emulgieren. Eine spaltende Wirkung auf neutrale Fette ist nicht beobachtet worden. Nachweisbar ist dagegen eine verzuckernde Wirkung auf Stärkekleister, sowie die Inversion von Rohrzucker und Maltose. Fibrin wird gelöst, Albumosen werden unter Abnahme des optischen Drehungsvermögens und Auftreten von Leucin und Tyrosin gespalten. Die Wirkungen sind übrigens, verglichen mit denen des Bauchspeichels, wenig energisch und führen nur nach langdauernder Einwirkung zu deutlichen Erfolgen (Tubby und Manning, Nagano, Kutscher und Seemann a. a. O.).

Überblickt man im Zusammenhange die Veränderungen, die der Nahrungsbrei auf seinem Wege durch den Darm erleidet, so läßt sich etwa folgendes sagen:

1. Beim Zusammentreffen des sauren Mageninhaltes mit den alkalischen Säften des Darmes wird die Salzsäure neutralisiert. Damit ist aber auch der Pepsinwirkung die Voraussetzung entzogen und sie kommt zum Stillstand.

2. An ihre Stelle tritt nun die tryptische Spaltung der Eiweißkörper, die dort einsetzt, wo die peptische aufgehört hat und nach dieser Vorbereitung auch energischer vor sich geht. Aus Versuchen von Ellenberger und Hofmeister sowie von Joh. Müller (Würzb. Verh. N. F. **35**, 1903, 91) über den Umfang der Eiweißverdauung im Magen ist zu entnehmen, daß die Lösung und Peptonisation eine sehr weitgehende ist. Auch kann der Übertritt ungelösten Eiweißes in den Darm bei den eigentümlichen motorischen Leistungen des Magens nur in beschränktem Maße stattfinden, wenigstens in den ersten Verdauungsstunden. Die Spaltung geht unter der Wirkung des Bauchspeichels und des Darmsaftes bis zur Bildung kristallinischer Produkte (Cohnheim, Z. phl. C. **33**, 1901, 451), aus welchen Kutscher und Seemann Leucin, Tyrosin, Arginin und Lysin isolieren konnten. (Ebenda **34**, 1902, 528.)

3. Die Fette werden gespalten und zwar, wie die Versuche von O. Frank mit Verfütterung der Äthylester der Fettsäuren ergeben haben, so gut wie vollständig. (Z. f. B. **36**, 1898, 568.) Die frei gewordenen Fettsäuren werden entweder verseift oder als solche in der Galle gelöst.

4. Die Verzuckerung der Stärke, die schon im Magen durch den Speichel sehr weit gediehen war (s. o.), wird im Darm fortgesetzt und an die Bildung der Maltose schließt sich unter der Wirkung des Darmsaftes sofort die Inversion.

Endlich findet im Dünndarm auch noch Vergärung von Kohlehydraten statt, wobei neben Milchsäure und Alkohol, flüchtige Fettsäuren, Sumpfgas, Kohlensäure und Wasserstoff entstehen. (Tappeiner, Z. f. B. **19**, 1893, 228; **20**, 1884, 52 und **24**, 1888, 105; Brieger, Z. f. phl. C. 8, 1884, 306; Baginsky, Ebenda **12**, 1888, 434 und **13**, 1889, 352.)

Die Erfahrungen über den Inhalt des tierischen Darms in seinen verschiedenen Abschnitten und zu verschiedenen Stunden nach der Nahrungsaufnahme werden in erwünschter Weise ergänzt durch fortlaufende Untersuchungen der Darmentleerungen bei Menschen mit tiefsitzenden Darmfisteln. Solche Untersuchungen liegen vor von Nencki und Sieber (A. e. P. **28**, 1891, 311) und von Ad. Schmidt (Arch. f. Verdauungskrankh. **4**, 1898, 137). Dieselben ergaben übereinstimmend, daß der Fistelkot beständig abgeht, wenn auch seine Menge während der Nachtstunden sehr abnimmt. Im Vergleich mit den aufgenommenen Nahrungsmengen ergibt sich stets ein sehr erhebliches Defizit. Es verschwinden also beträchtliche Mengen der Nahrung aus dem Dünndarm; in einem Versuch von Nencki und Sieber $^6/_7$ des aufgenommenen Stickstoffs. Die Reaktion wurde stets von organischen Säuren sauer gefunden. Leucin und Tyrosin waren nicht nachweisbar, Gallensäuren nur in geringer Menge oder gar nicht. Fett wurde nicht gefunden, dagegen etwa 1 % gelöstes Eiweiss,

0,3 bis 4,75 % Zucker und daneben unverdaute Reste der Nahrung. Fäulnisprodukte fehlten oder waren nur in Spuren nachweisbar, dagegen war die Kohlehydratgärung eine lebhafte. Von 6 isolierten Spaltpilzarten zersetzte nur eine Eiweiss, 5 vergärten Zucker.

Der Grund für die geringe oder fehlende Entwickelung der Fäulnis im Dünndarm wird zu suchen sein in der desinfizierenden Wirkung des Magensaftes und in der sauren Reaktion des Dünndarminhaltes. Trotzdem der Darm und seine Drüsen alkalische Sekrete liefern, wird durch die Gärungen die Reaktion immer wieder in die saure verkehrt. Nencki und Sieber fanden sie bezogen auf Essigsäure zu etwa 1 pro Mille.

Erst im Dickdarm, wo der Inhalt wieder längere Zeit verweilt und die Reaktion alkalisch wird, tritt die Eiweißfäulnis stärker hervor; der Darminhalt wird dadurch zum Kote. Von den hierbei entstehenden Produkten sind besonders charakteristisch Indol und Skatol oder Methylindol, beide mit exquisit fäkalem Geruch. Ferner entstehen aromatische Säuren wie Phenol, Phenylpropionsäure, Paraoxyphenylpropionsäure, Skatolessigsäure u. a. m., und als Repräsentanten des Eiweißschwefels Methylmerkaptan und Schwefelwasserstoff.

Neben den Zersetzungen laufen auch wirkliche Verdauungsvorgänge einher, voraussichtlich vermittelt durch die aus dem Dünndarm übertretenden Enzyme. Auffallend ist ferner die Zunahme der Konsistenz des Darminhaltes; mit dem Wasser verschwinden auch die gelösten Bestandteile.

Die im Dickdarm sich bildenden Fäces bestehen übrigens nur zum Teil aus unverdaulichen oder noch nicht verdauten Nahrungsresten; ein anderer Teil wird vom Darm geliefert. Dies geht schon aus der Erfahrung hervor, daß auch beim Hunger, sowie während der fötalen Entwickelung Kot (Hungerkot, bezw. Mekonium) gebildet wird. Dasselbe lehren die Versuche von Hermann (A. g. P. **46**, 1890, 93) an Hunden, bei denen Kotbildung beobachtet wurde in Darmschlingen, die isoliert, ausgespült und ringförmig in sich geschlossen waren. Nach F. Voit (Z. f. B. **29**, 1892, 325) besteht dieser Kot vorwiegend aus unlöslichem Darmsekret, weniger aus abgestoßenen Epithelien. Die sezernierte Menge ist von der Art der Ernährung abhängig. Fleischkost bedingt die stärkste Absonderung, so daß bei mäßigen Fleischgaben der Kot im wesentlichen als Darmsekret zu betrachten ist. Die Sekretion repräsentiert einen beständigen Verlust von stickstoffhaltigen Substanzen, der bei vollständig durchgeführten Stoffwechselversuchen zu berücksichtigen ist (s. u. Teil 9).

Es erübrigt noch, die Fortbewegung der Nahrung durch den Darm zu betrachten. Daß die Speisen nach kurzem Verweilen im Munde rasch in den Magen befördert werden, ist bereits erwähnt worden, ebenso, daß sie dort in der Regel einige Stunden verweilen. Der Weg durch den Dünndarm, dessen Länge beim Menschen 4—5 m beträgt, wird verhältnis-

mäßig wieder rasch zurückgelegt (in etwa 1 1/2—2 Stunden; vgl. Nencki und Sieber a. a. O.), zugleich aber die Nahrungsmengen verteilt, so daß der Dünndarm in jedem Augenblick nur wenig Nahrung enthält, dafür aber ununterbrochen berieselt wird. In der Tat findet man bei normaler Verdauung den Dünndarm niemals prall gefüllt, vielmehr bandartig zusammengefallen und die Schleimhaut nur mit einer dünnen Schicht Nahrungsbrei überzogen. Im Gegensatz hierzu findet im Dickdarm eine Aufstauung des Kotes statt, derselbe füllt den Darm mehr oder weniger prall an und verweilt bis zur Defäkation 24 Stunden und länger (vgl. Rubner Z. f. B. **17**, 1879, 115).

Die Durchmischung und das Vorrücken des Darminhaltes geschieht ausschließlich durch die Eigenbewegungen des Darmes. Man hat im Dünndarm zwei Formen derselben zu unterscheiden, die rhythmische oder Pendelbewegung und die peristaltische. Um erstere rein zu beobachten, muß man den Darm entweder möglichst entleeren, oder ihn mit Kokain, Nikotin oder Muskarin vergiften. Man sieht dann den ganzen Darm in einer sanften hin- und herschwingenden Bewegung begriffen infolge von Kontraktionswellen, welche in der Regel vom oralen Ende ausgehen und sich mit einer Geschwindigkeit von 2—5 cm/sec über den Darm ausbreiten. Da ungefähr alle 5—6 Sekunden eine neue Welle nachfolgt, so werden die Wellen in Abständen von 10 bis 25 cm hintereinander herlaufen. Übrigens können diese Wellen auch in entgegengesetzter Richtung ablaufen, wenn sie durch einen geeigneten Reiz am cöcalen Ende ausgelöst werden, wobei die Geschwindigkeit der Ausbreitung dieselbe ist. Ob die meist analwärts gerichtete Ausbreitung wie beim Herzen mit einem rascheren Rhythmus oder größeren Erregbarkeit der oralwärts gelegenen Darmabschnitte zusammenhängt, ist nicht bekannt. Diese Bewegungen werden als rein muskulöse aufgefaßt. (Vgl. Bayliss und Starling, J. of P. **24**, 1899, 99 u. **26**, 1901, 125, ferner Cannon, Am. J. of P. **6**, 1902, 251.) Ihr mechanischer Erfolg ist eine äußerst gleichmäßige Durchmischung des ganzen Darminhaltes und die periodische Entleerung der Lymphgefäße des Darmes.

Die peristaltischen Bewegungen sind viel verwickelter. Die beste, weil natürlichste Art der Auslösung geschieht durch Einbringung eines Fremdkörpers in das Darmlumen. Durch den Reiz des Fremdkörpers entsteht an dessen Orte sowie unterhalb eine Erschlaffung des Darms, dagegen einige Zentimeter oberhalb eine Einschnürung, von der Kontraktionswellen gegen den Fremdkörper vorrücken und ihn in das erschlaffte Darmstück hineintreiben, worauf der Vorgang von diesem neuen Reizorte aus wie früher beginnt. Diese Bewegungsart schreitet viel langsamer fort als die rhythmische und nur in einer Richtung, nämlich analwärts. Bringt man einzelne Darmschlingen nach Drehung ihres Mesenteriums verkehrt zur Verheilung mit dem Rest des Darmes, so kehrt die peristaltische Bewegung

nicht um, sondern verharrt in der ursprünglichen Richtung, was zu schweren Störungen führen kann (Mall, John Hopkins Hospital Reports **1**, 1893, 93).

Gegen diese Befunde scheint ein Versuch von Enderlen zu sprechen (Z. f. Chir. **59**, 1901. 240), dem es gelungen ist, einen Hund mit 40 cm umgekehrten Darms lange Zeit am Leben zu erhalten, ohne daß bei der Sektion wesentliche Änderungen an dem verheilten Stück zu finden gewesen wären. Die Nichtumkehrbarkeit der peristaltischen Bewegung ist indessen neuerdings durch Bayliss und Starling (a. a. O.) nachgewiesen worden, und es frägt sich daher, ob nicht unter abnormen Bedingungen die in beiden Richtungen der Ausbreitung fähige, rhythmische Darmbewegung für die peristaltische einzutreten bezw. sie zu überwältigen vermag, so daß das Weiterrücken des Darminhaltes keine Stockung erleidet. Übrigens unterscheidet Mall (a. a. O. 48) noch eine dritte als wurmförmig beschriebene Bewegungsform, die anscheinend nur bei heftigen Reizen auftritt, in beiden Richtungen sich fortpflanzen kann und etwa in 1 Minute durch die ganze Länge des Darms läuft.

Nach Bayliss und Starling ist der Splanchnicus ein reiner Hemmungsnerv für die Darmbewegungen, während der Vagus neben hemmenden auch anregende (augmentorische) Fasern führt. Nach Durchtrennung dieser Nerven führt Anämie des Darms stets zum Stillstand der Bewegung.

Die Kenntnis der Bewegungen des Dickdarms ist durch die bereits erwähnten Untersuchungen Cannons wesentlich erweitert worden. Nach denselben müssen das Colon ascendens und transversum einerseits, das Colon descendens andererseits als zwei funktionell verschiedene Darmabschnitte betrachtet werden. In dem oberen Abschnitt finden beim Eintritt der Nahrung aus dem Dünndarm regelmäßige antiperistaltische Bewegungen statt, die zu einer abwechselnden Füllung und Entleerung des Blinddarms und des Colon ascendens führen. Der Rücktritt des Kotes in den Dünndarm wird durch die Ileocöcalklappe verhindert. Der Kot wird hierbei sehr gleichmäßig durchmischt und schließlich stark eingedickt in das Colon descendens übergeführt. Von dort wird er von Zeit zu Zeit durch gleichmäßig fortschreitende Kontraktionswellen unter Mitwirkung der quergestreiften Muskulatur des Beckenausganges und der Bauchwände (Bauchpresse) nach außen entleert (Defäkation).

Läßt man warmes Wasser in das Rektum einlaufen, so wird die Bewegung des Dick- und auch des Dünndarms mächtig angeregt. Gelangt der Einlauf bis in den oberen Abschnitt des Dickdarms, so wird er durch heftige Antiperistaltik oft weit in den Dünndarm emporgetrieben, indem der Verschluß der Ileocöcalklappe durchbrochen wird. Man vgl. hierzu auch Grützner, A. g. P. **71**, 1898, 492.

Siebenter Teil.

Resorption, Assimilation, innere Sekretion.

Aufnahme der Fette. Öffnet man die Leibeshöhle eines in voller Verdauung getöteten Tieres, so sieht man die Lymphgefäße des Darmes mit schneeweißer Milch, sogen. Chylus, gefüllt und mit zahlreichen, knotenartig vorgewölbten Klappen besetzt, radienförmig gegen die Wurzel des Mesenteriums zusammenstrahlen. Nach Durchsetzung der dort befindlichen Lymphdrüsen münden sie in das große Sammelgefäß der Lymphe, die Cisterna chyli. Von dort gelangt der Chylus durch den Milchbrustgang zu den Venen der linken Fossa jugularis. Öffnet man die Cisterna und bringt ein Tröpfchen der Milch unter eine Immersionslinse, so findet man die Flüssigkeit erfüllt mit tanzenden, an der Grenze der Sichtbarkeit stehenden Stäubchen, deren Fettnatur durch Extraktion mit Äther leicht bewiesen werden kann.

Untersucht man weiterhin die Schleimhaut des Darmes, so findet man insbesondere die Spitze der Zotten mit dem milchweißen Chylus gefüllt, so daß sich letztere unter der Lupe als weiße Härchen von der roten Schleimhaut abheben. Genauere Aufschlüsse über die Verteilung der Fettemulsion innerhalb des Darmgewebes können natürlich nur durch systematische mikroskopische Untersuchungen gewonnen werden, wobei die Schwärzung des Fettes mittelst Überosmiumsäure die wertvollsten Dienste leistet.

Die Untersuchung ergibt, daß alle Lymphräume der Schleimhaut mit Chylus erfüllt sind, der im grunde nichts anderes ist, als die während der Verdauung reichlicher abgesonderte und mit zerstäubtem Fett beladene Darmlymphe. Die Anordnung der Lymphräume in der Darmschleimhaut kann durch Einstichinjektionen festgestellt werden. Jede Zotte besitzt einen in ihrer Achse gelegenen Lymphraum, von dem ein Abzugskanal nach dem Lymphgefäßnetz der Submucosa hinabzieht. Aus diesem Netz führen dann Abzugswege unter Durchbrechung der beiden Muskelschichten des

Darmes zu den Mesenterialgefäßen. Kontraktion der Darmmuskeln mit Einschluß der Muscularis mucosae, wie sie als rhythmisch pendelnde bezw. peristaltische beschrieben worden sind, werden eine Entleerung der Lymphe gegen die Mesenterialgefäße zu Wege bringen. Die Entleerung der Zotte geschieht durch einen besonderen Bewegungsapparat in Gestalt von Zügen glatter Muskelzellen, die parallel der Zottenachse von der Tunica fibrosa oder Wursthaut des Darmes zur Zottenspitze emporsteigen. Ihrer Kontraktion verdanken die Bilder der gehärteten Zotten ihr geschrumpftes und nach Art eines eingestülpten Handschuhfingers gefaltetes Ansehen. Erst nach Lösung der Kontraktion bezw. der Starre läßt sich die Zotte zu ihrer vollen Länge ausbreiten (vgl. Mall, Leipz. Abh. **14**, 1887, 1).

Von dem zentralen Zottenraum lassen sich allenthalben Lymphspalten bis an das Darmepithel verfolgen und man kann das retikuläre Gewebe der Zotte einem mit Lymphe vollgesogenen Schwamme vergleichen.

Ist also das Fett einmal in das Zottengewebe eingetreten, so stehen ihm zur weiteren Fortbewegung in das Blut anatomisch vorgezeichnete Lymphwege offen. Wie tritt aber das Fett in das Zottengewebe ein? Die Antwort lautet durch das Epithel. Schon am frischen Präparat des verdauenden Darmes, noch besser aber an Osmiumpräparaten sieht man die Epithelzellen mit Fetttröpfchen gefüllt, die bei Hunger verschwinden. Man war daher früher allgemein der Meinung, daß diese Zellen Öffnungen oder Kanäle besitzen, durch welche die feinsten Fetttröpfchen des Darminhaltes ihren Weg nach dem Zottengewebe nehmen, oder, da solche Wege mikroskopisch nicht nachweisbar waren, daß die Epithelien durch Bewegungen des Protoplasmas und ihres Stäbchensaumes die Fetttröpfchen aufnehmen und weiter befördern.

Genauere mikroskopische Untersuchungen haben freilich ergeben, daß diese Annahme nicht zutreffend sein kann. Nicht nur wurden innerhalb des Stäbchensaumes und der nächstanliegenden Schicht des Zellprotoplasmas Fetttröpfchen niemals gefunden; Krehl (A. f. A. 1890, 97) wies außerdem nach, daß die durch Osmium geschwärzten Körner nicht als gewöhnliche Fetttropfen betrachtet werden dürfen, sondern als Protoplasmaeinschlüsse oder Granula zu deuten sind, welche während der Verdauung eine fettige Metamorphose erleiden, die im Hunger wieder zurückgeht, ohne daß das Granulum dabei verschwindet. Bei der Anlagerung von Fett an die Körner wachsen dieselben zugleich von den kleinsten Dimensionen bis zu ansehnlicher fast die ganze Zelle erfüllender Größe heran, um dann nach der Verdauung wieder langsam abzuschwellen. Der Annahme des Eindringens des Fettstaubes in bezw. durch die Zellen steht auch die Erfahrung entgegen, daß in Wasser unlösliche Körper selbst bei feinster Verteilung nicht in die Darmschleimhaut aufgenommen werden. Es ist ferner zu berücksichtigen, daß die Emulgierung des (ranzigen) Fettes im Darmlumen nur bei alkalischer Reaktion des Darminhaltes geschehen könnte, während doch

der Inhalt des Dünndarmes in der Regel von organischen Säuren sauer ist, wie bereits S. 164 erwähnt wurde. In dieser Hinsicht sei noch besonders auf die Untersuchungen von Moore und Rockwood (J. of P. **21**, 1897, 58) und Pflüger (A. g. P. **86**, 1901, 33) hingewiesen.

Am entscheidensten ist aber die Erfahrung, daß die im Chylus auftretende Emulsion unter allen Umständen aus Neutralfett besteht (neben kleinen Mengen Fettsäuren und Seifen), gleichgültig, ob solches oder Fettsäuren, Seifen oder die Äthylester der Fettsäuren verfüttert worden sind (J. Munk, A. f. P. 1879, 371, A. p. A. **80**, 1880, 10 u. **95**, 1884, 407, O. Frank, Z. f. B. **36**, 1898, 568). Es findet also tatsächlich eine Synthese statt, zu der der Darm das Glyzerin beisteuert, wofern dasselbe nicht (bei Spaltung neutraler Fette im Darm) neben den Fettsäuren bereits vorhanden ist.

Durch den Nachweis der energischen Fettspaltung im Dünndarm, des Lösungsvermögens der Galle für die dabei gebildeten Fettsäuren, endlich der sauren Reaktion des Dünndarminhaltes ist es sehr wahrscheinlich geworden, daß die Synthese des Chylusfettes nicht die Ausnahme, sondern die Regel ist. Aus einer solchen Synthese würde auch verständlich sein, daß jede Tierart, unabhängig von der sich bietenden Nahrung, das ihr eigentümliche Fett zum Ansatz bringt und daß dieses Fett in den einzelnen Körperteilen von verschiedener Zusammensetzung ist und zwar von niederem Schmelzpunkt dicht unter der Hautoberfläche und höher schmelzend im Inneren des Körpers (Henriques und Hansen, Sk. A. **11**, 1901, 151). Mit dieser Auffassung steht nicht im Widerspruch, daß fremde in der Nahrung enthaltene Fette zum Ansatz kommen können (vgl. Lebedeff, Zentralbl. f. d. med. W. 1882, 129, J. Munk, A. p. A. **95**, 1884, 407, Henriques u. Hansen, a. a. O.).

Daß die übrigen Nahrungsstoffe in gelöster Form aufgenommen werden, unterliegt keinem Zweifel. Die Wirkung der Verdauungssäfte zielt unverkennbar darauf hin, die im Wasser bezw. in Galle unlöslichen oder schwerlöslichen Bestandteile der Nahrung in leicht lösliche umzuwandeln; gleichzeitig findet eine Verkleinerung der Moleküle statt und eine Erhöhung der Fähigkeit, durch Membranen zu wandern. Es ist daher die Annahme begründet, daß alle aus dem Darm verschwindende Nahrung aus wässeriger oder galliger Lösung in die Körpersäfte übertritt.

Über den Mechanismus der Aufnahme sind folgende Vorstellungen möglich:

1. Der Übertritt des Darminhaltes in die Körpersäfte bezw. in die Schleimhaut des Darmes findet statt in Gestalt einer Filtration, infolge von hydrostatischen Druckdifferenzen zwischen Darminhalt und Darmgewebe; dabei werden die gelösten Bestandteile des Darminhaltes durchgepreßt, die ungelösten bleiben zurück. Diese Vorstellung ist schon deshalb zurückzuweisen, weil ein Druckgefälle, das von dem Darmlumen gegen die Schleim-

haut gerichtet ist, nicht existiert. Der von der Darmmuskulatur ausgeübte Druck muß sich in gleichem Maße auf den Darminhalt, wie auf die Schleimhaut verteilen. Im Falle des Übertrittes in das Blut müßte außerdem der Blutdruck überwunden werden. Man braucht nur den geringen Flüssigkeitsgehalt des resorbierenden Darmes und seine schlaffe bandartig zusammengefallene Form zu betrachten, um einzusehen, daß für einen derartigen Mechanismus keine Möglichkeit vorliegt.

2. Eintritt durch Diffusion. Da alle gelösten Körper das Bestreben haben, sich auszubreiten, so ist begreiflich, daß Körper, die im Darminhalt in größerer Konzentration als im Blute oder der Lymphe vorhanden sind, das Bestreben haben, in Richtung dieser Säfte sich zu bewegen. Umgekehrt müßten aber auch Stoffe, die im Blute oder der Lymphe in größerer Konzentration vorhanden sind, in den Darm übertreten. Ohne leugnen zu wollen, daß ein derartiger Austausch möglich ist und vorkommt, kann er doch nur eine untergeordnete Rolle spielen, weil nicht nur die gelösten Stoffe, sondern auch das Wasser den Darm verläßt. Wird z. B. reines Wasser in den Darm gebracht, so sollte nach den Diffusionserscheinungen ein Austritt von Blutbestandteilen erwartet werden, während in Wirklichkeit das Wasser sehr rasch aus dem Darm verschwindet. Die Erscheinung der Wasserresorption spricht am meisten für

3. Osmotische Vorgänge. Dieselben spielen sich ab, wenn Lösungen von ungleicher molekularer Konzentration durch eine Membran getrennt sind, die für die gelösten Substanzen nicht oder schwerer durchgängig ist als für das Wasser. Die Folge ist, daß das Wasser sich gegen die konzentriertere Lösung bewegt, bis die osmotische Druckdifferenz entweder allein durch die Wasserverschiebung, oder aber nebenbei noch durch die langsamere und entgegengesetzt gerichtete Diffusion der gelösten Bestandteile ausgeglichen ist.

Derartige Vorgänge sind zu beobachten, wenn Lösungen, die weniger konzentriert sind als das Blut, in isolierte Darmschlingen eingebracht werden. Heidenhain, der zuerst derartige Versuche angestellt hat, fand, daß solche Lösungen rasch aus dem Darm verschwinden unter gleichzeitigem Steigen ihrer Konzentration, so daß sie sich der Konzentration des Blutes nähern oder dieselbe erreichen. Unter Konzentration ist hier molekulare Gesamtkonzentration gemeint, die für das Blut des Warmblüters einer Kochsalzlösung von 0,9 % und einem osmotischen Druck von ungefähr 7 Atm. entspricht. Die Konzentrationszunahme beweist, daß das Wasser rascher den Darm durchsetzt als die gelösten Bestandteile, was eben das Kennzeichen des osmotischen Prozesses ist.

Aber auch diese Vorstellung ist nicht ausreichend; sie versagt, wenn Lösungen von gleicher oder höherer Konzentration als die Körpersäfte in den Darm eingeführt werden. Im letzteren Falle sollte man auf Grund der osmotischen Bedingungen eine Wasserbewegung in den Darm erwarten.

Die Erfahrung lehrt dagegen, daß nicht nur gleich konzentrierte, sondern innerhalb gewisser Grenzen auch höher konzentrierte Lösungen aus dem Darm verschwinden. Durch Bestimmung der Konzentrationsgrenze, bis zu welcher die Flüssigkeitsbewegung in der Richtung gegen das Blut noch stattfindet, erhält man ein Maß für den Resorptionsdruck. Er ist gleich dem osmotischen Gegendruck, der bei der Resorption noch überwunden werden kann. Sehr wertvolle Aufschlüsse in dieser Richtung geben die Versuche von Heidenhain (A. g. P. **56**, 1894, 611). Er fand, daß Kochsalzlösungen von 2 % eben noch resorbierbar sind, während höher konzentrierte Lösungen zunächst immer eine Wasserbewegung in die Darmhöhle veranlassen. Man kann also sagen, daß die Darmschleimhaut Lösungen noch aufzusaugen vermag, deren (molekulare) Konzentration doppelt so groß ist, wie die des Blutes oder der Lymphe. Hierbei ist ein osmotischer Druck von etwa 7 Atmosphären zu überwinden. Man stößt demnach hier auf eine Erscheinung, die den Absonderungsvorgängen ganz an die Seite gestellt werden kann und sich von diesen nur dadurch unterscheidet, daß der Flüssigkeitsstrom, an dem die osmotische Arbeit geleistet wird, nicht aus den Gewebssäften heraus, sondern in dieselben hinein gerichtet ist.

Wie nun die verschiedenen Sekrete durch die Arbeitsleistung der spezifischen Drüsenzellen gebildet und ausgeschieden werden, so ist eine ähnliche Beteiligung des Darmepithels an dem Zustandekommen der Resorptionsarbeit höchst wahrscheinlich. Für die Fettaufnahme ist dies wohl bewiesen durch die oben geschilderten Veränderungen innerhalb des Epithels. Denn wenn man auch annehmen wollte, daß die Aufnahme der Fettsäuren aus ihrer galligen Lösung in die Zellen auf ihrer größeren Löslichkeit in den Zellbestandteilen begründet sei, so stellt doch die Synthese des Neutralfettes aus seinen Komponenten und die Ausscheidung desselben in emulgierter Form in der Richtung gegen die Lymphgefäße eine Arbeit dar, die nur unter einem entsprechenden Verbrauch von chemischer Energie geleistet werden kann.

Aufnahme der Zucker. Nachdem der Weg bekannt geworden war, auf dem das Fett aus dem Darm in das Blut übertritt, war die Vermutung begründet, daß auch die übrigen Nährstoffe diesen Weg einschlagen. Untersuchungen über das Vorkommen von Zucker im Chylus haben aber nur bei sehr reichlicher Zufuhr ein positives Ergebnis gebracht; in der Regel konnte der aufgenommene Zucker nicht im Chylus gefunden werden (v. Mering, A. f. P. 1877, 379). Dagegen wurde man schon frühzeitig aufmerksam auf eine eigentümliche Veränderung, die sich in der Leber bei zuckerreicher Nahrung einstellt.

Tötet man zwei ursprünglich gleichschwere Kaninchen, von denen das eine durch eine Woche gehungert hatte, das andere dagegen auf zucker-

reiches Futter gesetzt war, so findet man die Leber des Hungertieres klein, dunkel gefärbt, schlaff und leicht, die des gefütterten dagegen groß und schwer, prall und brüchig und dabei von auffällig heller, graugelber Farbe. Diese Unterschiede beruhen zu einem Teil auf verschiedenem Wassergehalt (vgl. Rob. Fischer, Diss., Würzburg 1895), zum anderen Teil aber auf der Anwesenheit eines unter dem Namen Glykogen bekannten Stoffes in der Leber des gefütterten Tieres (Cl. Bernard, C. R. **44**, 1857, 578; V. Hensen, A. p. A. **11**, 1857, 395).

Zur Gewinnung dieses Stoffes zerkleinert man die dem getöteten Tier möglichst rasch entnommene Leber, zieht sie mit siedendem Wasser aus, befreit das Extrakt von Eiweiß und filtriert. Man erhält eine Flüssigkeit von gelblicher Farbe, von eigentümlich trüber, opalisierender, bei hoher Konzentration milchiger Beschaffenheit, aus der der fragliche Stoff durch Zusatz von Alkohol ausgefällt werden kann.

Möglichst gereinigt und getrocknet stellt das Glykogen ein schneeweißes lockeres Pulver dar, das die Zusammensetzung und Eigenschaften eines Kohlehydrates besitzt. Wegen seiner Ähnlichkeit mit der pflanzlichen Stärke wird es auch als tierische Stärke bezeichnet. Glykogen löst sich in kaltem Wasser, aber nicht klar, sondern mit der eben erwähnten opalisierenden oder milchigen Trübung. Die empirische Zusammensetzung wird auf Grund der Elementaranalyse ausgedrückt durch die Formel $C_6H_{10}O_5$, welche indessen noch mit einem Faktor, wahrscheinlich der Zahl 6 multipliziert werden muß, um der Molekulargröße der Verbindung Rechnung zu tragen. Wie Stärke und manche Dextrine wird auch das Glykogen durch Jod gefärbt mit einer je nach dem Kochsalzgehalt der Lösung zwischen rot und braun liegenden Farbe. Durch Kochen mit verdünnten Säuren wird das Glykogen in Maltose und schließlich in Dextrose übergeführt. Durch den Speichel wird das Glykogen in Maltose verwandelt.

Das Glykogen findet sich nicht nur in der Leber, sondern auch in den Muskeln, doch stets in viel geringerer Menge. Während in der Leber der Säugetiere 10 % und mehr gefunden werden kann, enthalten die Muskeln wenige Prozente oder nur Bruchteile eines solchen (vgl. Böhm, A. g. P. **23**, 1880, 51; Aldehoff, Z. f. B. **25**, 1888, 162). Zieht man indessen die Gesamtmasse der Körpermuskulatur in Betracht, so dürfte in ihnen eine ungefähr ebenso große Menge Glykogen enthalten sein, wie in der Leber (vgl. Bunge, Lehrb. physiol. Chem. 1884, S. 352). Kleine Mengen Glykogen finden sich in den meisten Zellen; besonders reich an diesem Stoffe sind im Wachstum begriffene Gewebe.

Der Gehalt der Leber an Glykogen ist in hohem Maße von der Ernährung abhängig. Es verschwindet zum größten Teil nach längerem Hungern, während es durch eine kohlenhydratreiche Kost in großer Menge zum Ansatz gebracht werden kann. Von den Zuckerarten sind nicht alle gleich wirksam; am meisten Traubenzucker, Maltose und Rohrzucker, wenig

oder gar nicht Milchzucker. Lävulose wirkt so gut wie Dextrose, obwohl Glykogen nur aus Dextrose besteht. Die Umwandlung der Konstitution des Moleküls scheint demnach leicht von statten zu gehen (vgl. C. Voit, Z. f. B. **28**, 1892, 245; Fr. Voit, ebenda **29**, 1892, 129). Die Glykogenbildung aus Eiweiß kann ebenfalls als bewiesen betrachtet werden (vgl. Naunyn, A. e. P. **3**, 1875, 94; v. Mering, A. g. P. **14**, 1877, 282; ferner Kongr. f. inn. Med. **5**, 1886, 185 u. **6**, 1887, 349), doch ist sie viel weniger reichlich als nach Kohlehydratfütterung.

Die Erfahrung, daß der im Darm resorbierte Zucker für gewöhnlich nicht im Chylus erscheint und doch einen Ansatz von Glykogen in der Leber hervorruft, macht es wahrscheinlich, daß er in das Pfortaderblut gelangt. In der Tat fand v. Mering (A. f. P. 1877, 379) eine auf die Pfortader beschränkte Zunahme des Blutzuckers während der Verdauung (bis zu 4 p. M.). Der Gehalt an Traubenzucker wird im übrigen Blute sehr konstant und unabhängig von der Nahrungsaufnahme zu 1—1,5 p. M. gefunden. Bringt man durch subkutane Injektion oder Transfusion mehr Zucker ins Blut, so tritt derselbe in den Harn über. Man kann also sagen, daß die Leber den Körper vor Zuckerverlusten schützt, indem sie den aus dem Darm aufgenommenen Zucker zurückhält, bezw. als Glykogen aufspeichert. Diese Leistung tritt außerordentlich anschaulich hervor in den Versuchen von Schöpffer (A. e. P. **1**, 1873, 73), der Lösungen von Traubenzucker abwechselnd in die Vena cruralis und in eine Mesenterialvene einspritzte. Im ersten Falle erschien der Zucker zum größten Teil im Harn, im zweiten Falle blieb der Harn zuckerfrei.

Der Übertritt des Zuckers in die Blutbahn erklärt sich aus der Anordnung der Zottenkapillaren, die unmittelbar unter dem Epithel ein dichtes Netz bilden. Die Wand der Kapillaren ist für Traubenzucker durchgängig (s. S. 98 unter Lymphe). Aber selbst wenn der Zucker zunächst in die Lymphräume der Zotte gelangte, würde er der Aufsaugung durch die Blutgefäße nicht entgehen. Das Blut wird nämlich stets durch neues mit geringem Zuckergehalt ersetzt; jede höhere Konzentration des Traubenzuckers in der Lymphe muß daher zu einer Diffusion in das Blut führen. Noch günstigere Diffusionsbedingungen bestehen für Zuckerarten, die normalerweise nicht im Blute vorkommen.

Viel größere Schwierigkeit bereitet dem Verständnis die Frage nach dem Durchtritt des Zuckers durch das Darmepithel. Durch die Untersuchungen von Overton ist bekannt, daß die Zucker in ruhende Zellen nicht oder nur äußerst langsam eindringen. Da aber anderseits feststeht, daß der Zucker ein wichtiges, ja unentbehrliches Nährmaterial für alle Zellen darstellt, so muß es wohl im Leben der Zelle Zustände oder Tätigkeitsformen geben, in denen sie zur Aufnahme des Zuckers befähigt sind (A. g. P. **92**, 1902, 221 ff.). Die gleiche Annahme ist für

die Epithelien des Darms zulässig, vielleicht mit dem Unterschiede, daß die Anwesenheit der Zucker (bezw. der anderen Nahrungsstoffe) im Darmlumen schon genügt, um die fragliche Tätigkeit auszulösen. Eine besondere Betätigung der Epithelien bei der Resorption der Zucker müßte auch dann vorausgesetzt werden, wenn man ihnen, abweichend von den bisher daraufhin untersuchten Zellen, Durchgängigkeit für Zucker zuschreiben wollte; denn diese Durchgängigkeit besteht eben nur in der Richtung aus dem Darm in das Blut, nicht umgekehrt. Ebensowenig würden die Schwierigkeiten beseitigt sein, wenn man annehmen wollte, daß die Zucker gar nicht in die Zellen eindringen, sondern durch die zwischen den Zellen befindliche Kittsubstanz durchtreten. Es läge dann ein Diffusionsvorgang vor, der sich für die Substanzen des Blutes und der Lymphe auch in umgekehrter Richtung nachweisen lassen müßte. Dies trifft aber, wie Cohnheim gezeigt hat (Habilitationsschrift 1898), nicht zu; die leicht diffundierenden Salze des Blutes treten nur in verschwindender Menge in den Darm über, während der Zucker rasch aus demselben verschwindet.

Die Tätigkeit der Epithelien kommt nicht nur für den Transport des Zuckers aus der Darmhöhle in das Zottengewebe in Betracht, sondern vielleicht auch für jene Spaltungen und intramolekularen Umlagerungen, die der Glykogenbildung, wie bereits oben erwähnt, stets dann vorausgehen müssen, wenn andere Saccharosen als Traubenzucker oder Maltose zur Aufnahme gelangen. Es ist ferner zu berücksichtigen, daß nicht aller resorbierter Zucker als Glykogen zum Ansatz kommen kann. Ein anderer Teil wird verbrannt, ein dritter Teil spielt bei dem Aufbau des Fettes, wahrscheinlich auch des Eiweißes und anderer Körperbestandteile eine Rolle (s. u. im neunten Teil). Es ist durchaus nicht ausgeschlossen, daß die Epithelien des Darmes auch an diesen Vorgängen beteiligt sind.

Aufnahme der Eiweißkörper. Auf besondere Schwierigkeiten ist man gestoßen bei dem Versuche, den Weg zu ermitteln, auf dem, und die Form, in der das Eiweiß zur Resorption gelangt. Nach den Erfahrungen von Munk und Rosenstein (A. f. P. 1890, 379) an einem Mädchen mit einer Lymphfistel, wird in der Zeit der Eiweißverdauung weder die Menge noch der Eiweißgehalt des Chylus merklich vermehrt. Schmidt-Mühlheim fand nach Unterbindung des Milchbrustganges die Stauungserscheinungen nur bei Fettfütterung stark ausgeprägt, nicht bei fettfreier Kost. Es zeigte sich ferner, „daß nach völliger Absperrung des Chylus von der Blutbahn die Verdauung und die Aufsaugung der Eiweißkörper, sowie deren Umwandlung in Harnstoff in demselben Umfange wie bei offenen Chyluswegen stattfindet“ (A. f. P. 1877, 549).

Lenkt man nach diesen Erfahrungen seine Aufmerksamkeit auf den Blutstrom, so frägt es sich, in welcher Form das resorbierte Eiweiß in ihm etwa erscheint. Man hat bisher angenommen, daß das Eiweiß zum Teil

als solches, d. h. als natives Eiweiß, zum Teil in Albumosen und Peptone gespalten von der Darmwand aufgenommen werde, und betrachtete demgemäß das im künstlichen Verdauungsversuch zu beobachtende Auftreten von kristallinischen Spaltungsprodukten als eine über das Ziel hinausschießende Spaltung. Die Aufnahme von nativem Eiweiß wurde erschlossen aus Versuchen, in welchen das gelöste Eiweiß in eine gewaschene und beiderseits abgebundene Darmschlinge eingeführt wurde. Ein großer Teil des Eiweißes war nach vier Stunden verschwunden (Friedländer, Z. f. B. **33**, 1896, 264). Diese Versuche und ebenso die älteren von Voit und Bauer (Z. f. B. **5**, 1869, 536), die zu entsprechenden Erfahrungen über Peptonlösungen führten, können gegenwärtig nicht mehr als Beweise für die unveränderte Aufnahme der fraglichen Substanzen gelten, seitdem durch Kutscher und Seemann (Z. f. phl. C. **35**, 1902, 442) die eiweiß- und albumosenspaltende Fähigkeit des Darmsaftes sichergestellt, ferner von O. Cohnheim gezeigt worden ist, daß die Schleimhaut des Darmes ein Enzym, Erepsin genannt, enthält, das auf Albumosen und Peptone energisch einwirkt (ebenda **33**, 1901, 451; **35**, 1902, 134 und **36**, 1902, 13) und dieselben in kristallinische, abiurete Produkte spaltet, d. h. in solche, die keine Biuretreaktion mehr geben.

Man hat somit allen Grund anzunehmen, daß das Eiweiß, soweit es überhaupt zur Aufnahme gelangt, eine weitgehende Spaltung erfährt. Für die Aufnahme der kristallinischen Spaltungsprodukte wird aber wiederum eine spezifische Tätigkeit der Epithelien in Anspruch zu nehmen sein. Overton (A. g. P. **92**, 1902, 214) hat zwar gezeigt, daß die tierischen Zellen für Aminosäuren, und um solche handelt es sich hauptsächlich bei der Spaltung der Eiweißkörper (vgl. oben S. 161), nicht völlig undurchgängig sind. Der Konzentrationsausgleich findet aber so außerordentlich langsam statt, daß dadurch die Resorptionserscheinungen nicht erklärt werden könnten.

Es gibt aber noch eine andere Erfahrung, die auf eine aktive Anteilnahme der Zellen der Darmschleimhaut, vermutlich mit Einschluß des Epithels an der Aufnahme des Eiweißes hinweist. Es ist dies die merkwürdige Tatsache, daß weder die kristallinischen Spaltungsprodukte des Eiweißes noch die Peptone oder Albumosen in der Darmschleimhaut oder im Blute nachweisbar sind (vgl. Salvioli, A. f. P. 1880, Suppl. 95; Hofmeister, Z. phl. C. **6**, 1882, 69; A. e. P. **19**, 1885, 32; **20**, 1886, 291; **22**, 1887, 306; Kutscher und Seemann, Z. phl. C. **34**, 1902, 540/41).

Es gewinnt somit den Anschein, als ob die kristallinischen Spaltungsprodukte des Eiweißes in unmittelbarem Anschluß an ihre Aufnahme in die Darmwand zu Eiweiß regeneriert würden. Diese Annahme hat an Wahrscheinlichkeit sehr gewonnen, nachdem es O. Löwi gelungen ist, Hunde mit den abiureten Spaltungsprodukten der Pankreasverdauung nicht

nur im Stickstoffgleichgewicht zu erhalten, sondern sogar Ansatz von Stickstoff zu erzielen (A. e. P. 48, 1902, 303). Man wird somit den Tieren ebenso wie den Pflanzen die Fähigkeit zuschreiben müssen, aus den abiureten Spaltungsprodukten des Eiweißes und gewissen N-freien Radikalen das Eiweiß des Körpers aufzubauen.

Es ist damit nicht behauptet, daß alles im Darm gespaltene und resorbierte Eiweiß wieder zu solchem regeneriert wird. Die Raschheit, mit der der Stickstoff des resorbierten Eiweißes als Harnstoff im Harn erscheint, führt vielmehr zu der Vorstellung, daß der größte Teil der Spaltungsprodukte bereits im Darm eine völlige Zerlegung erfährt und nur ein Bruchteil zur Synthese verwertet wird. Die weiter unten noch zu besprechende Erfahrung, daß durch reichliche Zufuhr von Fett und Kohlehydraten der Eiweißbedarf des Körpers beträchtlich vermindert, mit anderen Worten das Verhältnis zwischen synthetisch regeneriertem und gänzlich zerlegtem Eiweiß vergrößert werden kann, macht es wahrscheinlich, daß letzteres eine Funktion der Konzentration der Spaltungsprodukte innerhalb des Darmes ist.

Assimilation.

Die Untersuchung der Resorptionsvorgänge lehrt, daß die Nahrungsstoffe erst nach tiefgehender Spaltung in die Säfte des Körpers aufgenommen werden und daß mit der Aufnahme sofort wieder eine synthetische Zusammenfügung zu größereren Molekülen (unter Wasseraustritt) verknüpft ist. Erscheint dieser Vorgang auf den ersten Blick als eine Arbeitsvergeudung, so dürfte dieselbe doch nötig sein, um eine konstante, von der zufälligen Nahrung unabhängige Zusammensetzung der wesentlichen Zellbestandteile zu garantieren. Man nennt diese Umbildung der Nahrungsstoffe ihre Angleichung oder Assimilation. Der Ausdruck soll auf die Angleichung der Form bezw. der chemischen Konstitution hinweisen, hat also lediglich eine morphologische Bedeutung und sagt nichts aus über die Art der Synthesen. Doch ist bekannt, daß es sich in vielen Fällen um Synthesen unter Wasseraustritt handelt oder um Reversionen.

Für die rein energetische Betrachtung bleibt es richtig, daß die erwähnten Umsetzungen mit gewissen Arbeitsverlusten verbunden sind. Die Spaltung unter Wasseraufnahme oder Hydrolyse ist ein Prozeß positiver Wärmetönung, d. h. das Reaktionsprodukt hat einen kleineren Energiegehalt als das Ausgangsmaterial. Die Größe dieses Energieverlustes läßt sich übrigens, wie hier bemerkt sein mag, aus der auf S. 13 mitgeteilten Tabelle der Verbrennungswärmen nicht entnehmen, weil in derselben auf die bei der Spaltung stattfindende (durch die Wasseraufnahmen bedingte) Vermehrung der Substanz nicht Rücksicht genommen ist. Wenn z. B. dort für Stärke die Werte 4,1 bis 4,2 und für Traubenzucker 3,7 bis 3,8

Kal. pro gr Substanz angegeben sind, so steht dieser Verkleinerung des Energiegehaltes um rund 10 % eine gleichzeitige Vermehrung der Substanz um ungefähr 10 % gegenüber. Es ist daraus zu schließen, daß der bei der hydrolytischen Spaltung eintretende Energieverlust gering, wenn auch infolge ungenügender Kenntnis der maßgebenden Größen gegenwärtig nicht genau bestimmbar ist. Man vergl. hierzu auch O. Löwi, A. e. P. 48, 1902, 328.

Bei dem Wiederaufbau der Spaltungsprodukte zu Bestandteilen der lebenden Zellen muß eine der verlorenen Energiemenge gleiche Arbeit geleistet werden bezw. noch mehr, wenn Stoffe entstehen sollen, die einen größeren Energiegehalt als das Ausgangsmaterial besitzen. Man könnte einwenden, daß die Spaltung der Nahrungsstoffe im Innern des Körpers vor sich geht und die dabei auftretende Wärme dem Organismus zu gute kommt, indem dafür die Verbrennung von Körpersubstanz eingespart werden kann. Ob dies zutrifft ist zweifelhaft, weil sich zeigt, daß durch die Nahrungsaufnahme der totale Energieverbrauch gesteigert wird, am stärksten durch Eiweissnahrung (s. Teil 9). Es ist ferner zu berücksichtigen, daß die Wärme im Tierkörper sozusagen als Nebenprodukt entsteht, d. h. neben anderen für den Lebensprozeß wichtigen Energieumwandlungen auftritt, die natürlich bei der Zerlegung im Darmkanal fehlen.

Daß die Neubildung von Zellbestandteilen mit erheblichem Energieaufwand verbunden ist, geht auch mit großer Wahrscheinlichkeit hervor aus neueren Untersuchungen über die Größe des respiratorischen Stoffwechsels beim Embryo. Bohr und Hasselbalch (Sk. A. **10**, 1899, 149, 353 und 413) fanden beim sich entwickelnden Hühnchen sowie bei embryonalen Meerschweinchen den Stoffwechsel durchschnittlich von gleicher Größe wie beim ausgewachsenen Tier, bei sehr kleinen Embryonen anscheinend sogar wesentlich größer, obwohl eine der Erhaltung der Körpertemperatur dienende Verbrennung hier in Wegfall kommt.

Wie es scheint, findet die Assimilation der aufgenommenen Spaltungsprodukte nicht in einem Zuge statt, sondern stufenweise. So würde z. B. ein synthetisch gebildetes Eiweiß nicht ein letztes Produkt assimilatorischer Tätigkeit darstellen, sondern ein Zwischenprodukt, aus dem dann erst die Bestandteile des Zellprotoplasmas und der Kerne zu bilden wären. Das Gleiche gilt vielleicht für das Glykogen und für das Fett, obwohl ein Teil dieser Stoffe nur die Bedeutung von Reservematerial besitzt. Die Herstellung der verschiedenen Assimilationsstufen findet auch an verschiedenen Orten statt. So werden z. B. als erste Assimilationsstufe die Fettsäuren im Darmepithel mit Glyzerin zu Neutralfetten verestert. Dieses erste Assimilationsprodukt wird dann durch Lymphe und Blut den verschiedenen Zellen des Organismus zugeführt, welche es in sich aufnehmen und weiter zu Lecithinen, Protagon, Jekorin u. s. w. verarbeiten. Es ist daher für alle Nahrungsstoffe eine erste Resorption im Darm und eine

zweite durch die verschiedenen Gewebszellen zu unterscheiden. Ob zu dieser Resorption zweiter Ordnung die nährenden Stoffe neuerdings regressive Umwandlungen durchlaufen müssen, läßt sich mangels genauerer Kenntnis der aus dem Darm kommenden ersten Assimilationsprodukte noch nicht übersehen. Für die Aufnahme des im Blute kreisenden Traubenzuckers in die Zellen müßte jedenfalls ein besonderer Resorptionsmodus in Kraft treten (vielleicht derselbe, der auch seinen Durchtritt durch das Darmepithel ermöglicht), weil die Plasmahaut der Zellen für Traubenzucker im allgemeinen nicht durchgängig ist. Anders verhält es sich mit der Aufnahme des Fettes in die Zellen. Hier könnte die kleine Menge von Fettsäuren, die sich infolge hydrolytischer Spaltung neben emulgiertem Neutralfett in wässerigen Flüssigkeiten immer vorfinden muß, ohne weiteres in die Zellen eindringen und dadurch die Verseifung neuer Mengen von Neutralfett herbeiführen.

Die Assimilationsvorgänge werden weiter noch dadurch kompliziert, daß zur Entstehung mancher wichtiger Körperbestandteile das Zusammenwirken von zwei oder mehreren verschiedenartigen Zellen erforderlich ist. So ist die Bildung des Hämoglobins durch die Blutkörperchen allein nicht möglich, sondern anscheinend das Zusammenwirken von Leber, Milz und Knochenmark erforderlich. Gewisse Bestandteile der Oberhaut können nicht oder nur mangelhaft gebildet werden, wenn die Schilddrüse fehlt oder erkrankt. Die Haut wird trocken und spröde, die Haare fallen aus und die gleichzeitig auftretenden nervösen Störungen degenerativer Natur (Kretinismus) scheinen anzudeuten, daß sich die Assimilationsstörung auf alle aus dem embryonalen Hornblatt abgeleiteten Gewebe erstreckt.

Weitere Beispiele für derartige infolge der Arbeitsteilung nur an bestimmten Orten entstehende, aber nicht nur für diese, sondern auch für andere Körperteile bedeutungsvolle Produkte sind durch die verdauenden Sekrete gegeben, welche sicherlich nicht nur für die sie liefernden Drüsen, sondern auch für den übrigen Körper von Bedeutung sind. In der Milch ist ein Produkt gegeben, dessen Kaseïn und Milchzucker sich nur in der Brustdrüse vorfinden und nicht einmal dem sie bildenden Organismus, sondern dessen Nachkommen zu gute kommen.

Je weiter diese Arbeitsteilung geht, je differenzierter die Leistungen und Stoffwechselprodukte der Körperteile werden, desto größer werden die Störungen, die durch Wegfall eines spezifisch wirksamen Organs entstehen.

In dieser Richtung haben die letzten Dezennien eine große Zahl höchst merkwürdiger Tatsachen zutage gefördert, die zeigen, daß das Leben des Organismus in viel höherem Grade von dem Zusammenwirken aller oder doch einer großen Zahl von Geweben abhängig ist, als man früher anzunehmen geneigt war.

Der Weg, auf dem die spezifischen Produkte der verschiedenen Zellgattungen unter einander in Verkehr treten, ist in den meisten Fällen die Blutbahn. Wird dieser Verkehr verhindert, so führt dies zu ganz bestimmten Störungen. So ist z. B. die Wegnahme der Schilddrüse oder ihre Atrophie bezw. Entartung, wie bereits erwähnt, von schweren nervösen Störungen gefolgt, die sich teils in Krämpfen und Zittern, teils in Verblödung äußern. Daneben treten Ernährungsstörungen in verschiedenen Organen auf, vor allem in der Haut, die als Myxödem bezeichnet worden sind (vgl. Kocher, A. f. kl. Chir. **29**, 1883, 254; Schiff, Rev. méd. de la S. R. **18**, 1884, 25; Horsley, Proc. R. S. 1884 u. 1886, Brit. med. J. 1885, I, 3, 1892, I, 267).

Da diese Symptome durch Fütterung von Schilddrüsen behoben oder doch gebessert werden können, so schließt man auf das Vorhandensein einer in der Schilddrüse gebildeten Substanz, die das Auftreten der beschriebenen Störungen (auf eine noch nicht bekannte Weise) verhindert. Daß die Schilddrüse ihr Kolloid in die Lymphbahnen absondert, ist von Hürthle (A. g. P. **56**, 1894, 1) nachgewiesen worden. Als wirksamer oder als einer der wirksamen Stoffe muß ein Eiweißkörper betrachtet werden, das Thyreoglobulin, das sich durch seinen Jodgehalt auszeichnet und aus dem sehr jodreiche Produkte abgespalten werden können, die ebenfalls noch eine Wirkung entfalten (vgl. Oswald, Z. phl. C. **27**, 1899, 15 u. **32**, 1901, 121).

Ähnlich verhält es sich mit der Nebenniere, deren Entfernung nach einiger Zeit unter Lähmungserscheinungen zum Tode führt (vgl. Hultgren und Andersson, Sk. A. **9**, 1899, 73). Die Katastrophe kann durch Fütterung mit Nebennieren hinausgeschoben, vielleicht sogar verhindert werden. Die wirksame Substanz ist noch nicht mit Sicherheit erkannt. Der Extrakt der Nebenniere besitzt eine energische Wirkung auf die Gefäßmuskeln; es ist eine die Gefäße kontrahierende und eine dieselbe lähmende isoliert worden (vgl. L. Metzger, Diss. Würzburg 1897). Die den Blutdruck steigernde Substanz, Epinephrin genannt, ist von J. J. Abel (Z. phl. C. **28**, 1899, 318) näher studiert worden.

Zu den Organen, die durch eine als innere Sekretion bezeichnete stoffliche Wechselwirkung mit anderen Körperteilen lebenswichtige Funktionen erfüllen, gehört das Pankreas. Durch die Untersuchungen von v. Mering und Minkowski (A. e. P. **26**, 1890, 371 und **31**, 1893, 85) ist der Nachweis erbracht worden, daß vollständige Entfernung des Pankreas zur Ausscheidung großer Zuckermengen durch den Harn führt (zu sog. Diabetes mellitus), die auch bei vollständiger Nahrungsentziehung fortbesteht und in kurzer Zeit den Verfall der Kräfte nach sich zieht. Diese Störung hat nichts zu tun mit der sekretorischen Tätigkeit des Pankreas als Verdauungsdrüse. Die Herstellung einer Pankreasfistel oder die Verödung des Ganges bringt die angedeuteten Folgen nicht hervor. Sie fehlen so-

lange die Drüse oder ein Teil derselben vorhanden ist, wobei es gleichgültig ist, ob die Drüse an ihrem normalen Orte bleibt oder an andere Körperstellen verlagert wird.

Die wesentliche Störung nach Entfernung des Pankreas ist das Unvermögen des Organismus, den Traubenzucker zu verwerten, während Lävulose noch teilweise verbrannt werden kann. Es kommt infolge dessen zu einer Überschreitung der normalen Zuckerkonzentration im Blute, die, so klein sie ist, doch zu einer Ausscheidung großer Zuckermengen durch den Harn führt. Es sind Harne von 10 und mehr Prozent Traubenzucker beobachtet. Werden keine Kohlehydrate in der Nahrung zugeführt, so wird Zucker aus Eiweiß gebildet, wie aus dem Ansteigen der N-Ausscheidung gefolgert werden muß.

Achter Teil.

Der Harn.

Es ist bereits in dem vorstehenden Abschnitt darauf hingewiesen worden, daß nur ein Teil der resorbierten Stoffe assimiliert wird. Neben dem Ansatz findet stets auch Zersetzung statt. Am deutlichsten zeigt sich dies bei der Zufuhr von Eiweiß. Feder verfolgte die Stickstoffausscheidung durch den Harn in zweistündigen Perioden während der Verdauungszeit und fand sie mit der Resorption gleichen Schritt haltend (Z. f. B. **17**, 1881, 531).

Ist die resorbierte Nahrungsmenge bekannt, so wäre weiterhin festzustellen, wieviel hiervon im Körper verbleibt, in welcher Form und an welchem Orte der Ansatz stattfindet, endlich wieviel zur Zerlegung und Ausscheidung gelangt. Die Beantwortung dieser Fragen ist, wie schon wiederholt erwähnt wurde, gegenwärtig nur in der dürftigsten Weise möglich. In einzelnen Fällen kann aus der sichtbaren Vergrößerung oder Verkleinerung bestimmter Organe Ansatz oder Schwund gewisser Stoffe wahrscheinlich gemacht werden. Quantitative Auskunft kann allein der Stoffwechselversuch liefern, allerdings auch nur unter bedeutender Vereinfachung der Fragestellung (s. Teil 9). Der Versuch fußt auf der Kenntnis der Nahrungsaufnahme, ihrer Menge und Zusammensetzung während eines bestimmten Zeitraumes (gewöhnlich 24 Stunden) und weiterhin auf der Kenntnis der gleichzeitigen Ausscheidungen durch die Exspirationsluft, durch Fäces und Harn. Die Messung der ausgeschiedenen Kohlensäure und des Wasserdampfes vermittelst des Respirationsapparates ist bereits Gegenstand einer früheren Vorlesung gewesen. Die Untersuchung der Fäces und des Harns geschieht mittelst Methoden, die weiter unten beschrieben werden. Vorher sollen die Eigenschaften und Bestandteile des Harns besprochen werden.

Der Harn des Menschen ist eine in der Regel sauer reagierende Flüssigkeit, deren Farbe je nach Konzentration und Dicke zwischen stroh-

gelb und dunkelrotbraun wechselt. Läßt man Harn gärungsfrei an der Luft stehen, so dunkelt er stark nach. Ohne antiseptischen Zusatz geht der Harn bald in ammoniakalische Gärung über und wird dann äußerst übelriechend, während frischer Harn einen schwachen, eigentümlich aromatischen Geruch besitzt.

Die Menge des täglich abgesonderten Harns schwankt unter gewöhnlichen Verhältnissen zwischen 1200 und 1700 cm^3. Man kann sagen, daß im Mittel pro Minute 1 cm^3 oder 30 Tropfen durch beide Nieren abgesondert werden; es trifft also auf eine Niere ein Tropfen alle vier Sekunden.

Die Konzentration und Zusammensetzung des Harns kann in den einzelnen Tageszeiten sehr wechseln. Für den 24-stündigen Mischharn ist ein Gehalt von 4 % Trockenrückstand als normal zu bezeichnen. Hiervon ist die größere Hälfte verbrennlich, also organischer Natur (vgl. Hammarsten, Lehrbuch, Wiesbaden 1899, 486). Unter den organischen Bestandteilen hat der Harnstoff, CH_4N_2O, die größte Bedeutung, weil seine Menge die der anderen Bestandteile übertrifft. Er findet sich durchschnittlich in einer Konzentration von 2 %; es besteht somit die Hälfte der Trockensubstanz aus ihm. Die übrigen verbrennlichen Harnbestandteile treten dagegen sehr zurück. In der Regel überschreitet keiner derselben eine Konzentration von 1 : 1000; die meisten bleiben weit unter derselben. Von diesen Bestandteilen seien genannt

1. als dem Harnstoff verwandt: Kreatinin, Oxalursäure und Ammoniak.
2. Harnsäure und die ihr verwandten Nukleinbasen, wie Xanthin, Guanin und Adenin.
3. Hippursäure.
4. Phenolschwefelsäure und andere aromatische Ester der Schwefelsäure.
5. Oxalsäure.
6. Die Harnfarbstoffe, darunter das Urobilin, vielleicht identisch mit Hydrobilirubin, einem Reduktionsprodukt des Gallenfarbstoffs.

Die wichtigsten anorganischen Harnbestandteile sind:

Elektropositive Na, K, Ca, Mg.
Elektronegative Cl, SO_4, PO_4, CO_3.

Hierunter wiegen vor Natrium und Chlor; der Harn enthält durchschnittlich 0,5—1 % Kochsalz. Nicht unbeträchtlich ist ferner die Menge des Kaliums, der Schwefelsäure und der Phosphorsäure.

Alle Bestandteile, organische wie unorganische, zeigen von der Nahrung abhängige Schwankungen. Besonders deutlich tritt dies hervor in einem Versuch von Bunge (Lehrb., Leipzig 1901, II, 430), in welchem derselbe gesunde junge Mann sich einmal ausschließlich von Fleisch, das

andere Mal von Brot und Butter nährte. Die Analysen der Harne ergaben:

	Fleischharn	Brodharn
Volumen	1672 cm³	1920 cm³
Harnstoff	67,2 gr	20,6 gr
Harnsäure	1,398 gr	0,253 gr
Kreatinin	2,163 „	0,961 „
K_2O	3,308 „	1,314 „
Na_2O	3,991 „	3,923 „
CaO	0,328 „	0,339 „
MgO	0,294 „	0,139 „
Cl	3,817 „	4,996 „
SO_3	4,674 „	1,265 „
P_2O_5	3,437 „	1,658 „

Der Eiweiß- und Nukleinreichtum des Fleisches kommt in den hohen Werten für Harnstoff und Harnsäure, der Eiweißschwefel als Schwefelsäure, der Kreatingehalt des Fleisches als Kreatinin, Kali und Phosphorsäure als solche zum Vorschein. Demgegenüber zeichnet sich der Brotharn nur durch größeren Chlorgehalt aus. Aber gerade dieser ist nicht charakteristisch, weil der Zusatz von Kochsalz zur Kost freigegeben war.

Die wichtigste analytische Aufgabe im Hinblick auf den Stoffwechselversuch ist die Auswertung der mit dem Tagesharn ausgeschiedenen Stickstoffmenge. Dieselbe wird heutzutage in der Regel nach der Methode von Kjeldahl ausgeführt, nach welcher eine kleine Menge (5 cm³) Harn mit konzentrierter Schwefelsäure und etwas Quecksilber gekocht wird, wobei der Kohlenstoff der organischen Verbindungen in CO_2, der Stickstoff in Ammoniak übergeht. Nach dem Erkalten wird die saure Lösung alkalisch gemacht und das Ammoniak mit Wasserdämpfen in eine abgemessene Menge Säure von bekanntem Titer überdestilliert.

Einige der Harnbestandteile erfordern noch eine besondere Besprechung.

1. Der Harnstoff, das Biamid der Kohlensäure $NH_2—CO—NH_2$ übertrifft, wie bereis erwähnt, der Menge nach alle anderen Bestandteile des Harns. Die täglich ausgeschiedene Menge beträgt etwa 30 gr. Läßt man Harn bei gelinder Wärme verdampfen und nimmt den Rückstand mit absolutem Alkohol auf, so kristallisiert beim Abdunsten des Alkohols unreiner Harnstoff aus. Versetzt man eine konzentrierte Harnstofflösung mit Salpetersäure, so kristallisiert der schwerlösliche salpetersaure Harnstoff als dicker Brei in sechsseitigen, schuppenartig übereinander liegenden Tafeln aus. Reiner Harnstoff bildet farblose, vierkantige Prismen, leicht löslich in Wasser und Alkohol, geruchlos, salzig und bitterschmeckend. In Substanz auf die Zunge gebracht, erregt er, ähnlich wie

Salpeter, die Empfindung der Kälte. Er schmilzt bei 130° und zersetzt sich bei höherer Temperatur unter Abspaltung von Ammoniak.

Der Harnstoff ist ein Abkömmling des Eiweißes und kann auf verschiedene Weise aus ihm entstehen. Er kann durch hydrolysierende Mittel direkt abgespalten werden, denn E. Schulze und Likiernik zeigten, daß Arginin, eine der Hexonbasen des Eiweißes, beim Erhitzen mit Barythydrat in Harnstoff und Ornithin zerfällt (B. d. D. ch. Ges. **24**, 1890, 2701). Eine weitere Quelle des Harnstoffs bilden die im Eiweiss enthaltenen Aminosäuren. Die Umwandlung von verfüttertem Glykokoll, Leucin, Asparaginsäure in Harnstoff ist durch Schultzen und Nencki (Z. f. B. 8, 1872, 124), Salkowski (Z. phl. C. **4**, 1879, 100) und Knierim (Z. f. B. **10**, 1874, 279) beobachtet. Der größte Teil des Harnstoffs dürfte indessen aus Ammoniak gebildet werden. Nicht nur hat das Eiweiß, wie Bunge mit Recht bemerkt (Lehrbuch, Leipzig, 1901, II, 386) zu wenig Kohlenstoff, um allen Stickstoff in Form von Aminosäuren abzuspalten, es bleibt auch von dem Kohlenstoff des Eiweißes sehr häufig ein Teil im Körper zurück oder gelangt in anderer Weise zur Ausscheidung. Es ist ferner zu beachten, daß bei der künstlichen Spaltung des Eiweißes unter den Zersetzungsprodukten regelmäßig Ammoniak auftritt. Die Annahme, daß das Ammoniak eine der Vorstufen des Harnstoffs darstellt, ist um so wahrscheinlicher, als die Einführung von Ammoniaksalzen in den Tierkörper eine vermehrte Ausscheidung von Harnstoff zur Folge hat (vgl. Bunge, a. a. O. 387/389). Als Vorstufen des Harnstoffs sind dabei das kohlensaure und karbaminsaure Ammoniak anzusehen. Die Existenz des letztgenannten Zwischenproduktes im Stoffwechsel folgt aus der Erfahrung, daß unter gewissen Bedingungen Karbaminsäure im Harn auftreten kann (Drechsel und Abel, A. f. P. 1891, 238; Abel und Muirhead, A. e. P. **31**, 1893, 15; Hahn, Massen, Nencki und Pawlow, Ebenda, **32**, 1893, 161).

Als der Ort des Tierkörpers, an welchem (unter Wasserabspaltung) aus kohlensaurem bezw. karbaminsaurem Ammoniak Harnstoff entsteht, ist durch die schönen Versuche von W. v. Schröder die Leber ermittelt (A. e. P. **15**, 1882, 364; **19**, 1885, 373). Man vgl. auch Salomon (A. p. A. **97**, 1884, 149) und Bunge (Lehrbuch II, 389—393).

2. Die Harnsäure und die ihr verwandten Basen Xanthin, Hypoxanthin, Guanin und Adenin stammen beim Säugetier und Menschen vermutlich vollständig aus Nukleïnsäure, dem sauren Spaltungsprodukt des Nukleïns. Durch Kossel und dessen Schüler (vgl. Kossel und Neumann, Z. phl. C. **22**, 1896, 74) ist die Anwesenheit der genannten Basen (Purin- oder Nukleïnbasen) in den Nukleïnsäuren nachgewiesen worden. Werden mit der Nahrung kernreiche Gewebe, wie Pankreas oder Thymus aufgenommen, so steigt die Harnsäureausscheidung beträchtlich (vgl. Weintraud, A. f. P. 1895, 382, J. Weiss, Z. phl. C. **27**, 1899,

216). Eine kleine Menge Purinverbindungen (äquivalent einer täglichen Stickstoffausscheidung von 0,1—0,2 gr) stammt übrigens nach Burian und Schur aus dem Körper, ist unabhängig von der Nahrung, dagegen abhängig von Individualität und Lebensweise (A. g. P. **80**, 1900, 241 und **94**, 1902, 273).

Eine ganz andere Bedeutung hat die Harnsäure bei den Vögeln und Reptilien, die den größten Teil des Stickstoffes in dieser Form ausscheiden, während der Harnstoff an Menge sehr zurücktritt. Für diese Harnsäure ist die Synthese aus Aminosäuren in der Leber durch von Schröder, sowie Minkowski in ganz analoger Weise nachgewiesen worden, wie es für den Harnstoff des Säugetieres schon früher gelungen war (vgl. Bunge, Lehrbuch II, 409—413).

Die merkwürdigen Löslichkeitsverhältnisse der Harnsäure sind von His und Paul (Z. phl. C. **31**, 1900, 1 und 64) einer eindringenden Untersuchung unterzogen worden. Infolge ihrer Schwerlöslichkeit kristallisiert sie leicht (in Wetzsteinform) aus. Auch Niederschläge von sauren harnsauren Alkalien, die sich beim Erwärmen des Harns wieder lösen, sind häufig zu beobachten. In Salpetersäure gelöst und dann zur Trockne eingedampft hinterläßt die Harnsäure einen intensiv roten Rückstand, der durch Ammoniak purpurrot wird (Murexidprobe).

3. Eine besondere Stellung nimmt die Hippursäure ein, weil sie ein Produkt der Niere ist. Im Jahre 1824 entdeckte Wöhler (vgl. Bunge, Lehrb. 1901, II, 379), daß in den Magen eingeführte Benzoësäure als Hippursäure im Harn erscheint. Die Umwandlung kommt dadurch zu stande, daß Glykokoll, ein Abkömmling des Eiweißes, sich unter Wasseraustritt mit der Benzoësäure verbindet, eine Synthese, die auch künstlich durch Erhitzen im Autoklaven bewerkstelligt werden kann. Bunge und Schmiedeberg (A. e. P. **6**, 1876, 233) haben dann in einer ausgezeichneten Untersuchung festgestellt, daß die Synthese in der Niere stattfindet, indem sie durch eine ausgeschnittene Niere Blut leiteten, dem Benzoësäure und Glykokoll zugesetzt sind. Andererseits tritt nach Ausschaltung der Nieren im Blute keine Hippursäure auf, wenn man dem Tiere die beiden Paarlinge ins Blut bringt. Es scheint somit die Niere der einzige Ort zu sein, an dem die Synthese stattfindet. Man vgl. hierzu auch Schmiedeberg (A. e. P. **14**, 1881, 288 und 379).

Die Hippursäure ist in dem Harn des Pflanzenfressers reichlicher vorhanden als in dem des Fleischfressers. Bei letzterem stammt die Benzoesäure aus der Zersetzung des Eiweißes. Die Nahrung des Pflanzenfressers ist dagegen reich an aromatischen Produkten (Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Leipzig 1897, I, 491), aus denen durch Oxydation Benzoesäure entsteht.

Über Paarungen verschiedener in den Organismus eingeführter Stoffe mit intermediären Stoffwechselprodukten, wie Karbaminsäure, Aminothiomilchsäure, Glukuronsäure u. a. vgl. Hammarsten, Lehrb. 1899, 486 ff.).

4. Die Ätherschwefelsäuren, wie Phenol-, Kresol-, Indoxyl- und Skatoxylschwefelsäure, sind Paarungen der aus dem Dickdarm resorbierten Fäulnisprodukte des Eiweißes mit Schwefelsäure, welch letztere selbst wieder durch die Oxydation der schwefelhaltigen Eiweißkörper entsteht. Die Schwefelsäure verwandelt sich hierbei in eine einbasische Säure. Baumann, der die Ätherschwefelsäuren im Harn entdeckte (Z. phl. C. **10**, 1886, 123), fand sie in der Leber in größerer Menge als im Blute. Ihre Bildung in der Leber ist somit wahrscheinlich.

Die Absonderung des Harns. Eine Untersuchung über die bei der Bildung des Harns etwa wirkenden Kräfte wird am besten ausgehen von einem Vergleich der Konzentration, mit welcher einige der wichtigeren Substanzen im Harn und Blutplasma vertreten sind. Hierüber gibt folgende Zusammenstellung Auskunft:

	Proz. im Harn	Proz. im Blutplasma
Eiweiß	0	8
Traubenzucker . . .	Spuren	0,15
Harnstoff	2	0,05
Hippursäure . . .	0,05	0
Kalium	0,16	0,03
Natrium	0,18	0,34
Chlor	0,22	0,35
Schwefelsäure . . .	0,28	0,01

In bezug auf das Eiweiß des Plasmas wirkt die Niere wie ein Filter, das die kristallinischen Bestandteile des Blutes durchläßt, die kolloiden dagegen zurückhält, wie dies ähnlich, wenn auch nicht so vollständig, für die Bildung der Lymphe gilt. Der Blutdruck würde genügen, diese Scheidung zu bewerkstelligen, da der osmotische Druck der Eiweißkörper des Plasmas nur etwa $^1/_{50}$ Atm. beträgt. Daß die Niere andere Eiweißkörper, wie z. B. das Hämoglobin, durchläßt, könnte durch eine Schädigung der Niere erklärt werden. Das Verhalten des Traubenzuckers könnte zur Not noch durch eine erschwerte Diffusion erklärt werden, wenn nicht die Tatsache entgegenstünde, daß bei der Zuckerharnruhr die Zuckerkonzentration im Harn weit über die des Blutes steigen kann.

In bezug auf den Harnstoff ist der Harn wohl stets konzentrierter als das Plasma, in obiger Tabelle 40fach, doch zeigt dieser Wert große Schwankungen. Hier kann weder Filtration noch Diffusion im Spiele sein.

Bezüglich der Hippursäure zeigt sich die Niere als eine Drüse, die einen im Blut nicht vorkommenden Stoff produziert.

Sehr beachtenswert sind auch die Konzentrationsänderungen, welche die anorganischen Bestandteile erfahren. Kalium und Natrium finden sich im Harn in nahezu gleicher Menge, im Blutplasma dagegen 11mal mehr

Natrium als Kalium. Auch das Verhältnis von Chlor und Schwefelsäure erscheint im Harn durchaus verändert, gegenüber dem im Blut gegebenen.

Wie man sieht, läßt sich die Zusammensetzung des Harns in ihrer Abhängigkeit von der des Blutes nicht durch eine einfache Formel ausdrücken, umsomehr als die Beschaffenheit des Harns sehr wechselnd, die des Blutes dagegen sehr konstant ist. Man könnte die Tatsachen wohl zusammenfassen in dem Satz, daß der Niere die Aufgabe zufällt, die Zusammensetzung des Blutes konstant zu halten oder vielleicht besser, daß sie sich mit anderen Organen in diese Aufgabe teilt. Diese Aussage kennzeichnet aber nur das Resultat, nicht die Prozesse, durch die es erreicht wird; als eine erklärende könnte sie nur für den teleologischen Standpunkt gelten, der aber, wie schon in der Einleitung bemerkt, aus dem Rahmen der vorliegenden Betrachtungen ausgeschlossen bleibt.

Versucht man die merkwürdigen Konzentrationsverschiebungen, welche die einzelnen Bestandteile des Blutes bei ihrem Übertritte in den Harn erleiden, in Beziehung zu setzen zum Bau der Niere, so ist die einfachste, wenn auch deshalb noch nicht wahrscheinlichste Annahme die zuerst von Bowmann (Phil. Trans. 1842, 57) aufgestellte, daß die Abscheidung des Wassers und der gelösten Substanzen an verschiedenen Orten von statten gehe. Als Ort der Wasserabscheidung würden die Nierenknäuel, als Ort der Abscheidung der festen Bestandteile die Epithel- oder Drüsenzellen in Betracht zu ziehen sein, die in wenigstens fünf verschiedenen Formen die Wand der Harnkanälchen auskleiden.

Eine andere von C. Ludwig zuerst versuchte Deutung (Wagners Handwörterb. II, 1844, 637) nimmt die Abscheidung eines in bezug auf die kristalloiden Substanzen der Lymphe gleichen aber eiweißfreien Harns in den Nierenknäueln an, der dann auf dem Wege durch das Harnkanälchen eine Einengung, und zugleich in bezug auf die gelösten Substanzen die erwähnten Konzentrationsverschiebungen erfahren müßte (vgl. Starling, J. of P. **24**, 1899, 317).

Diese Vorstellung, die übrigens genau so wie die obige, eine auswählende Tätigkeit der Nierenzellen voraussetzt, führt auf gewisse von Heidenhain hervorgehobene Schwierigkeiten, die darin bestehen, daß für 1,5 Liter schließlich abgeschiedenen Harns mit 2 % Harnstoff 60 Liter mit 0,05 % Harnstoff durch die Nierenknäuel treten müßten. Dies setzt aber für den Blutstrom der Nieren eine Volumgeschwindigkeit voraus, wie sie in Wirklichkeit kaum vorkommen dürfte.

Auf alle Fälle wird angenommen werden müssen, daß gewisse Elemente der Niere empfindlich sind für die Konzentration einzelner Bestandteile des Blutes bezw. des Harns und daß dadurch ihre Tätigkeit bestimmt wird. Sinkt die Konzentration des reizenden Körpers unter eine gewisse Grenze, so hört die Ausscheidung auf; steigt sie über den Schwellenwert empor, so findet Ausscheidung statt (vgl. oben das über den Traubenzucker gesagte).

Die Arbeit der Niere. Man kann die Frage aufwerfen, wie groß die Arbeit ist, welche die Niere allein dadurch leistet, daß sie ein Sekret von anderer Gesamtkonzentration (und zwar molekulärer Konzentration) liefert, als das Blut darstellt. Wird einer Lösung Wasser entzogen, so muß der osmotische Druck der gelösten Substanzen überwunden werden und die dabei verrichtete Arbeit ist gleich dem Produkte aus dem entzogenen Wasser und dem entgegenstehenden osmotischen Druck. Letzterer wird am bequemsten auf dem Wege der Gefrierpunktsbestimmung ermittelt, indem für jeden Grad Erniedrigung des Gefrierpunktes ein osmotischer Druck von rund 12 Atm. in Rechnung zu setzen ist. Der Gefrierpunkt des menschlichen Blutes liegt mit großer Konstanz bei $-0{,}56^0$, was einem osmotischen Druck von fast 7 Atm. entspricht.

Angenommen ein Tagesharn von dem Volum 1,5 Liter habe den osmotischen Druck von 14 Atm., d. h. die doppelte molekuläre Konzentration des Blutes (eine durchaus plausible Annahme), so besteht die Leistung der Niere darin, aus einer dem Blute gleich konzentrierten Lösung von 3 Liter 1,5 Liter Wasser abzuscheiden, so daß 1,5 Liter einer doppeltkonzentrierten Lösung zurückbleiben. Für eine derartige Zunahme der Konzentration ist zum Zwecke einer Überschlagsrechnung die Annahme zulässig, daß der osmotische Druck proportional der entzogenen Wassermenge steigt. Trägt man auf einer Grundlinie Längen ab, die den entzogenen Wassermengen proportional sind und errichtet über denselben senkrechte, die den jeweils vorhandenen osmotischen Drücken entsprechen, so ist die Konzentrationsarbeit gleich der Fläche des rechtwinkeligen Dreiecks, dessen Höhe gleich der größten Druckdifferenz zwischen Harn und Blut (7 Atm.) und dessen Grundlinie den Wert von 1,5 Liter darstellt. Man erhält die gesuchte Arbeit $=$ 3,5 Atm. $\times$ 1,5 Liter $=$ 5,25 Literatmosphären oder 5250 kgrcm.

In der üblichen Arbeitseinheit von kgrmeter ausgedrückt, gibt dies 52,5 oder etwa $^1/_8$ Kalorie, ungefähr 1/20000 der Energiemenge, die der Erwachsene durchschnittlich im Tage bei Körperruhe verliert.

In Wirklichkeit nimmt nun allerdings der Druck rascher zu als die entzogene Wassermenge; die Kathete des oben gezeichneten Dreiecks würde zu ersetzen sein durch eine hyperbolische Kurve und die Arbeitsberechnung läuft auf eine Quadratur der Hyperbel hinaus, eine Aufgabe, die sich allgemein nur mit Hilfe der Infinitesimalrechnung lösen läßt (vgl. Dreser, A. e. P. **29**, 1892, 303).

Es ist übrigens zu bemerken, daß die Art der Fragestellung eine einseitige ist, indem die Konzentrationsverschiebung der einzelnen Harnbestandteile, die doch auch eine Arbeit der Niere darstellt, unberücksichtigt bleibt. Ist z. B. der osmotische Druck des Harns zufällig gleich dem des Blutes, so wäre nach obiger Betrachtungsweise die Arbeit der Niere $= 0$, obwohl die Zusammensetzung des Harns eine andere ist als die des Blutes.

Ebensowenig kommen die von der Niere ausgeführten Stoffwandlungen, die Bildung der Hippursäure, des Urobilins, die Umwandlung der alkalischen in die saure Reaktion etc. hierbei in Rechnung. Der obige Wert hat also nur die Bedeutung einer Minimalzahl.

Die Geschwindigkeit der Absonderung. Die Absonderung des Harns geschieht ununterbrochen, doch ist die in der Zeiteinheit abgesonderte Menge großen Schwankungen unterworfen. Nach den gegenwärtigen Erfahrungen tritt Vermehrung der Harnmenge ein:

1. Wenn die Konzentration eines oder mehrerer harnfähigen Stoffe im Blute steigt. Zu diesen harnfähigen Stoffen sind nicht nur die im Blute gelösten Substanzen, sondern auch das Lösungsmittel (das Blutwasser) zu rechnen. Aufnahme großer Wassermengen bewirkt vermehrte Abscheidung eines Harns, dessen osmotischer Druck niedriger ist als der des Blutes (vgl. Dreser, a. a. O. S. 310).

2. Wenn fremde harnfähige Stoffe ins Blut gelangen. Von diesem Umstande macht der Arzt Gebrauch, indem er harntreibende Substanzen, Diuretica, in den Körper einführt. Die bekanntesten derselben sind: Die salpetersauren, kohlensauren und essigsauren Salze der Alkalien, Digitalis, Koffeïn, Kalomel, die ätherischen Öle (Terpene). Über die Art ihrer Wirkung vgl. Schmiedeberg (Grundriß, Leipzig 1902). Bezüglich der Wirkung des Koffeïns sei auf die interessanten Arbeiten von W. von Schröder hingewiesen (A. e. P. **22**, 1886, 39; **24**, 1887, 85).

3. Wenn der Blutstrom durch die Niere beschleunigt wird. In dieser Richtung war schon Goll bekannt (Z. f. rat. Med. N. F. **4**, 1854, 86), daß die Absonderung aufhört, wenn der Aortendruck unter $^1/_{20}$ Atm. (40 mm Hg) sinkt. Die Absonderung wächst, wenn durch Unterbindung großer Arterien der Blutdruck erhöht wird. Daß aber nicht der Blutdruck, sondern die Blutgeschwindigkeit das maßgebende Moment ist, folgt aus der Erfahrung, daß venöse Stauung in der Niere die Harnabsonderung nicht vermehrt, sondern vermindert oder aufhebt (vgl. Heidenhain, (Handb. V, **1**, Leipzig 1883, 324). Der Erfolg ist verständlich unter der Annahme, daß die Konzentration der harnfähigen Substanzen im Nierenblute den Absonderungszeiz für das Nierenepithel darstellt. Je schneller das Blut durch die Niere fließt, desto mehr von den harnfähigen Substanzen wird zugeführt und desto stärker ist der Anreiz zur Absonderung.

Eine direkte Beeinflussung der Nierentätigkeit durch Nerven konnte bisher nicht nachgewiesen werden und ist unwahrscheinlich, da Bidder (A. f. A. u. P. 1844, 376) nach Zerstörung des ganzen Rückenmarkes bei Fröschen die Harnabsonderung in normaler Weise weitergehen sah. Dagegen kann auf dem Umwege durch die Gefäßnerven die Harnmenge sehr wirksam beeinflußt werden.

Werden die zu einer Niere gehenden Nerven durchtrennt, so sondert diese Niere stärker ab als die der anderen Seite. Bedient man sich der von Roy (J. of P. **3**, 1881, 205) angegebenen Methode zur Messung des Nierenvolums, so zeigt sich die operierte Niere vergrößert. Dies kann auf eine Lähmung der Konstriktoren oder auf Reizung der Dilatoren bezogen werden. Jedenfalls sind die Gefäße erschlafft und der Blutstrom durch die Niere beschleunigt.

Auf eine Lähmung der Nierengefäße führt man auch die Vermehrung der Harnabsonderung zurück, die sich durch Einstich in einen bestimmten Ort der Rautengrube erzielen läßt. Cl. Bernard, der den Erfolg dieses Einstiches, der sog. Piqûre, zuerst beobachtete (Leçons de physiol. **1**, 1855, 339), fand, daß die Wirkung je nach dem Orte des Stiches etwas verschieden sich gestaltet, indem entweder reine Polyurie, sog. Diabetes insipidus, oder aber Zuckerruhr, Diabetes mellitus, auftrat. Beide Einstiche sind etwa in der Höhe des Facialiskernes zu machen, der Stich für die Zuckerruhr etwas mehr proximal und beide in der Mittellinie. Der Grund für das Auftreten der Zuckerruhr wird in einer Gefäßerweiterung in der Leber gesucht. Man vgl. hierzu auch die Untersuchungen von C. Eckhard in dessen Beiträgen (**4**, 1869, 1 u. 153; **5**, 1870, 147; **6**, 1872, 1 u. 51).

Steigerung des arteriellen Blutdrucks durch Erstickung oder durch Reizung des durchschnittenen Halsmarkes verstärkt die Nierentätigkeit mit Sicherheit nur dann, wenn sie nicht von einer Verengerung der Nierengefäße begleitet ist. Ebenso ist die Erschlaffung der Nierengefäße nicht harntreibend, wenn sie mit einem Sinken des Blutdrucks einhergeht, wie dies nach Durchtrennung der Nn. splanchnici oder Durchschneidung des Halsmarkes der Fall ist. Eine Beschleunigung des Blutstroms mit Diurese kann dagegen durch Hebung einer unregelmäßigen oder darniederliegenden Herztätigkeit (Digitalis!) hervorgerufen werden, sowie durch Infusion isotonischer Kochsalzlösungen ins Blut (Dastre und Loye, Arch. de Physiol. 1888 und 1889; Sahli, Korr.-Bl. f. Schweiz. Ärzte **20**, 1890).

Die Entleerung des Harns. Während die Absonderung des Harns durch die Niere stetig, wenn auch mit wechselnder Geschwindigkeit, von statten geht, geschieht die Überleitung des Harns in die Blase intermittierend durch periodisch wiederkehrende Kontraktionen der Harnleiter. Öffnet man bei einem narkotisierten Kaninchen die Bauchhöhle und zieht die vorher entleerte Harnblase hervor, so werden die in den Blasengrund einmündenden Harnleiter gespannt und als zwei feine, blasse Stränge sichtbar. Man bemerkt, daß sie sich von Zeit zu Zeit rasch zusammenziehen, worauf sie sich langsam wieder erweitern. Durchschneidet man einen Harnleiter und verbindet ihn durch eine Kanüle mit einem horizontal liegenden Glasrohr, so sieht man gleichzeitig mit der Verengerung des Harnleiters den Harn in das Rohr eindringen und ein kurzes Stück

vorwärts rücken; dann tritt wieder für einige Zeit Ruhe ein. Die Kontraktionen erfolgen in den Harnleitern in unregelmäßigem, beiderseits unabhängigen Rhythmus. Sie beginnen an dem Nierenende jedes Harnleiters und schreiten wellenförmig über denselben fort, mit einer Geschwindigkeit, die nach Engelmann im günstigsten Falle 2—3 cm/sec beträgt. Ob an dieser Zusammenziehung Längs- und Ringsmuskeln des Harnleiters in gleicher Weise teilnehmen, ist nicht bekannt. Die rhythmische Zusammenziehung findet auch am ausgeschnittenen Ureter oder Stücken desselben statt. Sie ist daher wahrscheinlich, wie die sog. Pendelbewegung des Darms, eine Eigentümlichkeit der Muskelhaut und unabhängig von irgendwelcher Nerventätigkeit, wenn auch durch dieselbe modifizierbar. Durch Reizung des Splanchnicus können Bewegungen im Ureter derselben Seite ausgelöst oder vielleicht die rhythmischen Bewegungen verstärkt werden (Starling, Textb. of P., London 1900, II, 339). Daß die Bewegung stets von der Niere gegen die Blase gerichtet ist, läßt sich erklären unter der Annahme, daß die der Niere zunächst liegenden Teile des Ureters die erregbarsten sind und daher den Rhythmus des ganzen Organs beherrschen, wie das ähnlich für das Herz gilt. In der Tat zeigt sich nach Durchtrennung des Ureters in seiner Mitte die obere Partie viel geneigter, die rhythmische Tätigkeit fortzusetzen als die untere. (Vgl. Engelmann, A. g. P. **2**, 1869, 243.)

Durch künstliche Reize kann der Ureter an beliebigen Punkten seines Verlaufes in Erregung versetzt werden, worauf sich die Erregung nach beiden Richtungen ausbreitet. Es ist daher sehr wahrscheinlich, daß die Erregungsleitung ebenfalls rein muskulär ist. Die Anzahl der Kontraktionen scheint von der Absonderungsgeschwindigkeit des Harns wenig beeinflußt zu sein. Engelmann fand 3—6 Kontraktionen pro Minute. Man hat daraus geschlossen, daß die Kontraktionen nicht durch die Füllung des Nierenbeckens angeregt werden. Anderseits kann man nach den äußerst heftigen und schmerzhaften Kontraktionen, die beim Eindringen eines Nierensteines in den Ureter auftreten, nicht bezweifeln, daß eine mechanische Reizbarkeit besteht. Hier ist also noch mancherlei dunkel. Auch ist die Erfahrung auffallend, daß bei starker Diurese die stoßweise Bewegung des Harns aufhört und derselbe kontinuierlich durch den Ureter abfließt.

Der Harn sammelt sich nach Durchlaufung des Ureters in der Blase, um aus derselben von Zeit zu Zeit entleert zu werden. Die Blase hat die Fähigkeit, sehr verschiedene Füllungen ohne wesentliche Spannungsänderung aufzunehmen. Man schreibt diese Eigenschaft dem wechselnden „Tonus“ ihrer Muskeln zu. Daß eine ständige, aber in ihrer Intensität veränderliche Zusammenziehung vorhanden sein muß, ist kaum von der Hand zu weisen angesichts der Tatsache, daß für sehr verschiedene Füllungen die Spannung der Blase gleich groß oder für dieselbe Füllung

verschieden sein kann. Derartiges Verhalten ist an glatten Muskeln wiederholt beobachtet worden (vgl. Mac William, Proc. R. Soc. **70**, 1902, 109), wobei namentlich die Temperatur eine große Rolle spielt. Bei der Blase müßte die Änderung der Spannung durch andere Ursachen bedingt sein. (Mosso und Pellacani, Accad. dei Lincei 1881.)

Erreicht der Druck in der Blase einen Wert, der beim Menschen etwa einer Wassersäule von 15 cm und einer Füllung von 150 bis 250 ccm entspricht, so stellen sich schwache rhythmische Kontraktionen ein, die in Intervallen von 40—60 Sekunden aufeinanderfolgen und die Vorläufer der Entleerung sind. Tritt dieselbe nicht ein, so steigern sich die Zusammenziehungen zu wehenartigen Krämpfen, bis endlich eine derselben im stande ist, etwas Harn in den Anfang der Harnröhre zu pressen, worauf der Reflex der Harnentleerung seinen Anfang nimmt. Derselbe besteht in einer gleichzeitigen Zusammenziehung der ganzen Blasenmuskulatur, die bis zur vollständigen Entleerung anhält. Die Harnröhre wird dabei nicht nur passiv gedehnt, sondern ihre Schließmuskeln werden wahrscheinlich erschlafft; ferner ist sehr wohl möglich, daß die gut entwickelten Längsfasern der Urethra dabei eine Rolle spielen, indem sie durch ihre Kontraktion die Harnröhre verkürzen, deren Krümmungen mehr oder weniger ausgleichen und den Kanal erweitern, wozu Längsmuskeln nach Ausführungen Exners (A. g. P. **34**, 1884, 310) wohl befähigt erscheinen. Der ganze verwickelte Bewegungsmechanismus hört auf zu arbeiten, wenn die zur Blase und der Harnröhre tretenden Nerven, die aus dem Sympathicus stammenden Nn. hypogastrici, und die aus dem Sakralgeflecht kommenden Nn. erigentes s. pelvis (Langley und Anderson, J. of P. **19**, 1895/96, 71 u. 372; **20**, 1896, 372) unterbrochen werden oder das Lenden- und Sakralmark zerstört wird. Ist dagegen das Lendenmark erhalten und nur abgetrennt von dem übrigen Zentralnervensystem, so tritt die Harnentleerung, wie auch die übrigen Funktionen des Urogenitalapparates, in geordneter Weise ein, ja der Reflex gewinnt sogar an maschinenmäßiger Regelmäßigkeit (Goltz, A. g. P. 8, 1874, 460). Daß der Wille im stande ist, die Harnentleerung für eine gewisse Zeit zu unterdrücken, ist bekannt, doch ist schließlich, wie bei dem willkürlichen Atemstillstand, der Reflex mächtiger als der Wille. Ob der Wille auch auf die Erregung der glatten Muskelfasern, die bei der Harnentleerung in Tätigkeit treten, Einfluß nehmen kann, ist zweifelhaft. Die Unterstützung des Vorganges durch die Bauchpresse ist dagegen bekannt.

Das Epithel der Harnblase ist anscheinend für die gelösten Harnbestandteile (und wohl auch für Wasser) sehr schwer durchgängig, so daß während der Zeit der Aufsammlung eine nennenswerte Änderung der Konzentration nicht stattfindet (Gerota, A. f. P. 1897, 440).

Neunter Teil.

Stoffwechsel, Ernährung, Wärmehaushalt.

Während es bisher noch für kein Organ des tierischen und menschlichen Körpers gelungen ist, eine Bilanz des Stoffwechsels aufzustellen, ist dies für den ganzen Organismus unter gewissen Bedingungen möglich. Darin besteht das Ziel des Stoffwechselversuchs. Zu demselben gehört die Bestimmung des Körpergewichts der Versuchsperson vor und nach dem Versuche, der Menge und Zusammensetzung der Nahrung und ebenso der Menge und Zusammensetzung der Ausscheidungen. Endlich ist die Temperatur zu beachten. Sie soll während des Versuches möglichst konstant bleiben.

Bei der großen Zahl von Bestimmungen und Analysen, die ein Stoffwechselversuch verlangt, müssen gewisse Vereinfachungen Platz greifen, wenn die Aufgabe überhaupt lösbar sein soll.

Die Feststellung der Aufnahmen wird man dadurch vereinfachen, daß man eine beschränkte Anzahl von Nahrungsmitteln bekannter und gleichartiger Zusammensetzung in größeren Mengen vorrätig hält und davon tägliche Rationen abmißt. Man kann auch die Versuchsperson selbst wählen lassen und den Rest nach Gebrauch zurückwiegen. In bezug auf die Zusammensetzung der einzelnen Nahrungsmittel wird angenommen, daß alles, was nach Abzug des Wassers und der Salze (Asche) zurückbleibt (der organische Trockenrückstand), nur aus Eiweiß, Fett und Kohlehydraten besteht. Ist der Stickstoff des aschefreien Trockenrückstandes nach Kjeldahl bestimmt, so ergibt die Multiplikation der Stickstoffzahl mit 6,25 die entsprechende Eiweißmenge (trockenes Eiweiß besteht zu 16 % oder zu $\frac{1}{6{,}25}$ aus Stickstoff). Eine zweite Probe des Trockenrückstandes wird mit Äther erschöpft und die extrahierte Menge als Fett in Rechnung gebracht. Der Rest des Trockenrückstandes kommt auf Rechnung der Kohlehydrate nach der Gleichung:

Kohlehydrate = Trockenrückstand — Asche — Eiweiß — Fett. Der aufgenommene Sauerstoff wird durch den Respirationsversuch bestimmt.

Die Untersuchung der Ausscheidungen beschränkt sich auf die Ausatmungsluft, auf Harn und Kot. Es bleibt somit als zu geringfügig außer Betracht die Abschuppung stickstoffhaltigen Materials von seiten der Epidermis und der übrigen Horngebilde. Dagegen wird durch die Haut abgegebener Wasserdampf und Kohlensäure zusammen mit den Produkten der Lungenatmung gemessen, wenn die Bestimmung des Gaswechsels nach dem Verfahren von Pettenkofer und Voit (siehe S. 124) geschieht. Verluste von Körpersubstanz in Gestalt von Samen, Menstruationsblut, Milch etc. werden vermieden. Es sind somit folgende Bestimmungen auszuführen:

I. Die Abgabe von Wasserdampf und Kohlensäure durch die Lungen und die Haut.

II. und III. Menge, Trockenrückstand, Aschen-, Stickstoff- und Kohlenstoffgehalt des Harns und des Kotes.

Diese Bestimmungen müssen sich über einen längeren Zeitraum, am besten über 24 Stunden, erstrecken, wenn wertvolle Resultate erhalten werden sollen. Die zur Versuchszeit gehörige Kotmenge muß durch ein geeignetes Verfahren abgegrenzt werden.

Die Bestimmung des Stickstoffgehalts geschieht nach Kjeldahl, die des Kohlenstoffs nach den Regeln der Elementaranalyse. Die Stickstoffmenge des Harns und im Mittel 1 gr Stickstoff des Kotes gelten als die gesamte Stickstoffausscheidung des Körpers. Der Kohlenstoff des Harns, des Kotes und der ausgeatmeten Kohlensäure stellen dann den gesamten ausgeschiedenen Kohlenstoff dar.

Eine weitere Vereinfachung wird dadurch erreicht, daß man den ausgeschiedenen Stickstoff nur auf Eiweiß bezieht. Durch Multiplikation der Stickstoffzahl mit 3,3 erhält man dann den aus Eiweiß stammenden Kohlenstoff der Ausscheidungen (im Eiweiß verhalten sich Stickstoff zu Kohlenstoff im Mittel wie 16 : 52,8). Der darüber hinaus noch abgeschiedene Kohlenstoff wird je nach Umständen auf Fett oder auf Kohlehydrate oder auf beide bezogen. Über die hiebei massgebenden Gesichtspunkte gibt das nachstehende fingierte Versuchsprotokoll Auskunft, das dem Leitfaden von Schenck und Gürber, Stuttgart 1900, S. 136 ff. entnommen ist.

„Zur Erläuterung einer Stoffwechselbilanz sei folgender Fall angenommen. Ein Mann von 70 kgr Anfangsgewicht verbleibe während 24 Stunden in der Kammer des Voitschen Respirationsapparates und ernähre sich mit Fleisch, Brot, Butter, Kartoffel, Kochsalz und Trinkwasser, wobei sein Körpergewicht auf 70,138 kgr steige. Es sollen betragen:

1. Die Einnahmen durch die Nahrung (in Gramm):

Eiweiß	130,	darin	69	C,	21	N
Fett	100,	„	76	„	—	„
Kohlehydrate . . .	400,	„	176	„	—	„
Salze	30,	„	—	„	—	„
Wasser	2100,	„	—	„	—	„
Gesamtnahrung . . .	2760,	darin	321	C,	21	N

2. Die Ausgaben durch Harn, Kot und Respiration (in Gramm):

Harn	1355,	darin	1280	H_2O,	24	Salz,	12 C,	18 N
Kot	120,	„	85	„	6	„	18 „	3 „
Respiration . .	1867,	„	950	„	—	„	250 „	— „
Gesamtausgaben .	3342,	darin	2315	H_2O,	30	Salz,	280 C,	21 N

Die Versuchsperson hätte demnach ausgegeben 3342 gr. Diesen Ausgaben stehen gegenüber 2760 gr Einnahmen in der Nahrung. Nun ist aber das Körpergewicht während der Versuchsdauer um 138 gr gestiegen. Es muß deshalb außer durch die Nahrung noch auf einem anderen Wege Stoff zugeführt worden sein und das ist der eingeatmete Sauerstoff.

3. Die Berechnung des eingeatmeten Sauerstoffs ergibt:

$$\begin{aligned}\text{Sauerstoff} &= (\text{Endgewicht} + \text{Ausgaben}) - (\text{Anfangsgewicht} + \text{Nahrung}) \\ &= (70138 + 3342)\,\text{gr} - (70000 + 2760)\,\text{gr} \\ &= \mathbf{720\ gr.}\end{aligned}$$

4. Es ergibt sich demnach folgende Gesamtstoffbilanz (in Gramm):

Einnahmen (Nahrung + Sauerstoff .	3480,	darin	321	C,	21	N, 30 Salz
Ausgaben	3342,	„	280	„	21	„ 30 „
Differenz	+ 138,		+ 41	C,	—	N, — Salz

Diese Tabelle lehrt folgendes:

1. Es besteht Stickstoffgleichgewicht, d. h. es ist gerade so viel Stickstoff ausgeschieden worden, wie im Nahrungseiweiß zugeführt wurde.

2. Es besteht kein Kohlenstoffgleichgewicht, denn es sind 41 gr Kohlenstoff weniger ausgeschieden als eingeführt. Diese 41 gr Kohlenstoff müssen im Körper abgelagert sein.

Aus den Stickstoffzahlen läßt sich berechnen, daß 69 gr Kohlenstoff auf das eingeführte und ebensoviel auf das umgesetzte Eiweiß entfallen. Folglich sind 252 gr Kohlenstoff in den eingenommenen und 211 gr Kohlenstoff in den verbrannten stickstofffreien Nahrungsstoffen enthalten. Es hat demnach Ansatz von so viel stickstofffreier Substanz stattgefunden als 41 gr Kohlenstoff entspricht.

3. Ob die abgelagerten 41 gr Kohlenstoff in Form von Fett oder von Kohlehydrat im Körper enthalten sind, läßt sich entnehmen aus der Größe des respiratorischen Quotienten. Das Volum der ausgeschiedenen

Kohlensäure beträgt 464 l; das Volum des aufgenommenen Sauerstoffs 503 l. Hieraus berechnet sich der respiratorische Quotient:

$$RQ = \frac{\text{Vol. } CO_2}{\text{Vol. } CO_2} = \frac{464}{503} = 0{,}92.$$

Dieser respiratorische Quotient von 0,92 ist kleiner als 1; d. h. es ist der eingeatmete Sauerstoff auch zur Oxydation von Wasserstoff verbraucht worden. Er ist aber viel größer als der des Eiweiß, was so viel heißt, daß neben Eiweiß jedenfalls nur wenig Fett, dagegen vorwiegend Kohlehydrate verbrannt worden sind.

Im einzelnen läßt sich an den respiratorischen Quotienten noch folgende Betrachtung anknüpfen. Rechnet man aus, wie viel von dem eingeatmeten Sauerstoff nicht zur Verbrennung von Kohlenstoff, sondern zur Bildung von Wasser verbraucht ist, so erhält man hierfür 53 gr Sauerstoff. Der dadurch gebundene Wasserstoff entstammt dem Eiweiß und Fett, nicht den Kohlehydraten, weil letztere ja schon genug Sauerstoff zur Bindung ihres Wasserstoffs enthalten.

Von dem Nahrungseiweiß sind etwa 116 gr ausgenutzt und verbrannt. Von dem darin enthaltenen Wasserstoff und Sauerstoff ist abzuziehen erstens der auf den gebildeten Harnstoff entfallende Teil, und zweitens der Teil des Wasserstoffs, der durch den nun noch übrigen Sauerstoff des Eiweiß oxydiert werden kann; es bleiben dann noch 3,5 gr Wasserstoff übrig, die zu ihrer Verbrennung 28 gr des eingeatmeten Sauerstoffs in Anspruch nehmen.

Vom Nahrungsfett sind etwa 90 gr ausgenützt, die zur Verbrennung ihres Wasserstoffs außer dem schon in ihnen enthaltenen Sauerstoff noch 75,5 gr nötig haben würden. Von dem eingeatmeten Sauerstoff stehen aber nur noch 53—28, d. s. 25 gr zur Verfügung. Daher können nur etwa 30 gr Fett oxydiert sein, die übrigen 60 gr sind im Körper abgelagert. 60 gr Fett enthalten 45 gr Kohlenstoff; diese so berechnete Zahl stimmt annähernd mit der gefundenen (41 gr) überein.

Es muß demnach der im Körper zurückgebliebene Kohlenstoff in Form von Fett abgelagert worden sein, während der Kohlenstoff der Kohlehydrate ganz oxydiert wurde.

4. Es wären also im Körper entsprechend den 41 gr Kohlenstoff rund 55 gr Fett abgelagert worden. Im ganzen hat sich jedoch eine Gewichtszunahme von 138 gr, also 83 gr mehr, gezeigt. Diese 83 gr können nur als Wasser im Körper vorhanden sein. Die Wasserbilanz ergibt, daß 2100 gr Wasser aufgenommen, 2315 gr Wasser abgegeben worden sind, also mehr Wasser ausgeschieden als aufgenommen wurde. Doch muß berücksichtigt werden, daß im Körper bei der Verbrennung Wasser entstanden ist. Es wurden nämlich aus den verbrannten Kohlehydraten 222 gr, aus dem verbrannten Eiweiß 48 gr und aus dem verbrannten Fett 30 gr, im ganzen 300 gr Wasser gebildet. Davon sind ausgeschieden 215 gr,

während der Rest von 85 gr im Körper zurückgeblieben ist. Diese berechnete Zahl stimmt ziemlich mit der beobachteten Zahl überein.

5. Die Salzbilanz zeigt, daß gerade so viel Salz ausgeschieden als aufgenommen wurde. Der Salzgehalt des Körpers hat also weder zu- noch abgenommen."

Unter den verschiedenen Ernährungszuständen scheint der einfachste jener zu sein, bei dem das Körpergewicht konstant bleibt und folglich die Masse der Ausscheidungen und der Einnahmen gleich ist. Die Konstanz des Körpers ist dabei allerdings nur eine dynamische, denn es fallen stets gewisse Körperbestandteile der Zersetzung anheim, werden aber aus der Nahrung wieder ersetzt. Daß indessen der Ersatz kein ganz gleichwertiger und vollständiger ist, folgt aus der Erfahrung, daß der Körper im Alter trotz gleichen Gewichts eine andere Zusammensetzung besitzt als in der Jugend.

Der Stoffwechsel im Hunger. Wertvolleren Einblick in den Stoffwechsel als der Gleichgewichtszustand gewährt der Hungerversuch, d. h. jener Zustand, bei welchem die Nahrungszufuhr gleich Null ist und der Körper auf Kosten seines Bestandes lebt. Der Stoffwechselversuch gibt Auskunft darüber, wie viel und welche Stoffe dabei verbraucht werden.

Die Ergebnisse der Hungerversuche werden sich am anschaulichsten schildern lassen, wenn ein bestimmtes Experiment der Darstellung zu grunde gelegt wird. Unter den an Menschen nach wissenschaftlichen Grundsätzen durchgeführten Hungerversuchen ist der vom 15.—19. Februar 1895 an einem 26jährigen Kandidaten der Medizin im Stockholmer Laboratorium angestellte durch die Vollständigkeit der Beobachtungen ausgezeichnet (Sk. A. 7, 1895, 29). Die Versuchszeit umfasst 9 Tage, nämlich 2 Tage, in denen genau analysierte Kost gereicht wurde, sodann 5 Tage Hunger, endlich wieder 2 Tage mit Nahrungszufuhr. Die Untersuchung der Ausscheidungen während der Hungerzeit ergab folgende Werte:

Hungerperiode.

1 Tag	2 Körpergewicht in gr	3 Stickstoffausscheidung in gr	4 Kohlenstoffausscheidung in gr	5 Eiweiß zersetzt in gr	6 Fett zersetzt in gr	7 Gesamte Kalorienzahl in großen Kalorien	8 Kalorien pro kgr und Stunde
3.	66,99	12,17	197,6	76,1	206,1	2220,4	1,388
4.	65,71	12,85	188,8	80,3	191,6	2102,4	1,338
5.	64,88	13,61	183,2	85,1	181,2	2024,1	1,304
6.	63,99	13,69	180,8	85,6	177,6	1992,3	1,304
7.	63,13	11,47	176,2	71,7	181,2	1970,8	1,308

Wie man sieht, verhält sich die Ausscheidung von Stickstoff und Kohlenstoff verschieden. Während letztere im Laufe der Hungerzeit beständig abnimmt, steigt die Stickstoffsausscheidung und somit die Eiweißzersetzung zunächst an und zeigt erst am 5. Tage einen niedrigeren Wert. Die aus Stab 2 und 3 berechnete Fettzersetzung nimmt langsam ab (vgl. Stab 6). Aus Stab 5 und 6 ist weiterhin die täglich verbrauchte Energie in Kalorien abgeleitet und diese endlich reduziert auf die Einheit des Körpergewichts und der Zeit (Stab 8). Es ergibt sich, daß bereits vom 3. Hungertage ab der stündliche Energieverbrauch pro Gewichtseinheit einen konstanten Wert erreicht.

Im wesentlichen gleiche Resultate geben Tierversuche, doch mit dem Unterschied, daß die anfängliche Steigerung der Eiweißzersetzung nicht immer so deutlich hervortritt oder auch ganz fehlen kann. Ebenso ist auch die Schnelligkeit, mit der die Stickstoffausscheidung abfällt, sehr verschieden. Es hängt dies ab von dem Ernährungszustand des Tieres bezw. von der Art der vorausgegangenen Ernährung (vgl. C. Voit, Handb. d. Physiol. **6**, 1881, 89 und 91).

Bei länger fortgesetztem Hunger folgt auf die erste Periode der sich mindernden Ausscheidungen eine zweite, in der die Zersetzungen bezogen auf die Einheit des Körpergewichts annähernd konstant bleiben und auch das Verhältnis der Eiweiß- und Fettzersetzung sich nicht ändert. Der Körper hat sich auf den minimalen Stoffverbrauch eingestellt. Tiere, die solchen Versuchen unterworfen werden, zeigen normale Körpertemperatur, verhalten sich sehr ruhig, meist schlafend, und nehmen in der Regel kein Wasser auf. Es scheint somit bei der Zersetzung der Körpersubstanz eine ausreichende Menge Wasser frei zu werden bezw. aus der Oxydation des Wasserstoffs zu entstehen.

Die absolute Größe der in dieser Hungerperiode stattfindenden Zersetzung ist abhängig von dem Alter des Tieres (bei jungen Tieren größer als bei erwachsenen), von der Tierspezies, namentlich aber von der Umgebungstemperatur. Das hungernde Tier reagiert in empfindlicher Weise auf jede Temperaturänderung in der Art, daß mit sinkender Temperatur die Zersetzungsgröße steigt. Diese der Erhaltung der Körpertemperatur dienende Einrichtung wird als chemische Wärmeregulation bezeichnet (vgl. Rubner, Biolog. Gesetze, Marburg 1887, 10). Bei einer Umgebungstemperatur von 30—35 ° wird der Hungerstoffwechsel ein Minimum. Bei noch höherer Außentemperatur nimmt der Stoffwechsel wieder zu, gleichzeitig steigt aber auch die Körpertemperatur.

Die beständige Zehrung von dem Körperbestand führt schließlich zum Hungertod. Der bevorstehende Eintritt desselben kündigt sich an durch eine Änderung der Zersetzungsvorgänge und durch das Sinken der Körpertemperatur. In dieser dritten und letzten Hungerperiode sinkt die Fettzersetzung auf ein Minimum herab, während die Eiweißzersetzung gleich-

zeitig stark emporgeht. Der gesamte Energieverbrauch bleibt konstant oder fällt um ein geringes entsprechend der sinkenden Körpertemperatur (vgl. Voit, Handb. 93, Rubner, Gesetze des Energieverbr. 269).

Der Eintritt der dritten Hungerperiode und damit die Dauer des Hungerzustandes überhaupt ist von dem Ernährungszustande des Tieres, von seinem Alter sowie von der Tierart abhängig. Ausgewachsene, fettreiche Tiere ertragen den Hungerzustand am längsten. Das gleiche gilt vom Menschen. Unter solchen Bedingungen sind 50 Tage Hunger beim Menschen (vgl. Luciani, Das Hungern, Hamburg 1890, 28), 60 Tage beim Hunde, 20 Tage beim Kaninchen beobachtet worden. Winterschlafende Säugetiere schützen sich vor dem Verhungern durch Ablagerung großer Vorräte von Fett und Glykogen, durch Erniedrigung der Körpertemperatur und durch Einschränkung aller Lebensfunktionen auf ein Minimum. Noch besser ausgerüstet für langdauernden Hunger sind die meisten Kaltblüter. Ein berühmtes Beispiel dieser Art ist der Lachs, der während seiner mehrmonatlichen Wanderungen in den Flußläufen keine Nahrung aufnimmt (vgl. Miescher, A. f. A. 1881, 193).

Über die bei Nahrungsenthaltung auftretenden Empfindungen sind bei Gelegenheit des fünftägigen Hungerversuchs in Stockholm genaue Aufzeichnungen gemacht worden. Schmerzhafte Hungergefühle wurden kaum beobachtet, nur vom Vormittag des 3. Hungertages wird über gelinde Magenschmerzen und Übelkeit berichtet. Wirkliches Hungergefühl hat sich nur am ersten Hungertage zur gewohnten Essenszeit eingestellt, nicht mehr an den späteren Tagen. Es fehlte sogar das Verlangen nach Speise, als nach Abschluß der Hungerzeit die erste Mahlzeit aufgenommen werden sollte. Erst allmählich kehrte die Eßlust zurück (Sk. A. 7, 1895, 31 ff.). Diese Erfahrungen sind beachtenswert im Hinblick auf die bei Geisteskranken so häufige freiwillige Nahrungsenthaltung.

Überblickt man die Erscheinungen des Hungerstoffwechsels, so sind folgende Eigentümlichkeiten hervorzuheben:

1. Der Energieverbrauch des Organismus dauert auch ohne Nahrungsaufnahme fort; er wird auf Kosten seiner chemischen Energie unter Verbrennung von Körpersubstanzen bestritten und führt zur Abmagerung. Der Energieverbrauch pro Gewichts- und Zeiteinheit ist nur wenig kleiner als im ernährten Zustande. Die Einstellung auf den neuen Wert erfolgt in den ersten Hungertagen.

2. Die Zersetzung von Eiweiß und Fett nimmt nach ihrer absoluten Größe im Laufe des Hungerns ab, aber für die beiden Stoffe nicht gleichmäßig. In der ersten Hungerperiode sucht sich die Eiweiß- und Fettzersetzung auf ein bestimmtes Verhältnis einzustellen, das dann in der zweiten Hungerperiode festgehalten wird. Der Wert des Verhältnisses ist einigermaßen schwankend, bei ausgewachsenen, fettreichen Tieren am kleinsten und ungefähr von der Größe $^1/_4$—$^1/_3$. Es stammt dann etwa $^1/_{10}$

der ganzen verbrauchten Energie aus Eiweiß (vgl. Rubner, Biol. Ges., Marburg 1887, 15). In der dritten Periode, die durch die „prämortale Steigerung" der Eiweißzersetzung ausgezeichnet ist, wird der Quotient Eiweiß/Fett größer als 1.

Diese Erfahrungen können nicht anders gedeutet werden, denn als eine Ungleichwertigkeit der Stoffe des hungernden Organismus. Wenn auch stets etwas Eiweiß zerfällt, in der Hauptsache wird der Energiebedarf durch Verbrennung von Fett gedeckt. Erst wenn dieses aufgezehrt ist, findet Zerstörung von Eiweiß in großem Umfange statt. Auch das Ansteigen der Eiweißzersetzung in den ersten Hungertagen, das beim Menschen regelmäßig zu beobachten ist, wird bezogen auf die „schützende" Wirkung eines Stoffes, der in wenigen Tagen aufgebraucht wird und vermutlich Glykogen ist (vgl. Prausnitz, Z. f. B. **29**, 1893, 151).

Die Ungleichwertigkeit der verschiedenen Körperbestandteile findet ferner in dem ungleichen Schwund der Organe während des Hungerns ihren Ausdruck. Am stärksten schwindet das Fettgewebe, in zweiter Linie die Muskeln, sodann die Drüsen, besonders die Leber. Am wenigsten büßt ein das Herz und das Nervensystem (Voit, Handb. 95). Auch innerhalb der Muskulatur ist, wie das Beispiel des Herzens zeigt, der Schwund kein gleichmäßiger (vgl. hierzu auch Miescher, a. a. O.).

Das der dritten Hungerperiode eigentümliche Sinken der Fett- und Steigen der Eiweißzersetzung hat Rubner zu der wichtigen Annahme geführt, daß sich die beiden Stoffe nach Maßgabe ihrer nutzbaren Verbrennungswärmen vertreten (Z. f. B. **17**, 1881, 214 und **19**, 1883, 313). Dieser Gedanke hat sich im wesentlichen als zutreffend und für die Beurteilung der Stoffwechselvorgänge als überaus fruchtbar erwiesen. Die Stoffwechseländerungen in der 3. Hungerperiode können demnach benützt werden, um die Verhältniszahl zu ermitteln, nach welcher Fett durch Eiweiß vertreten werden kann. Dieser Wert wird als Vertretungswert oder isodynamer Wert (des Eiweißes bezogen auf Fett) bezeichnet. Genauer lassen sich die Werte durch Fütterungsversuche feststellen, auf die nunmehr eingegangen werden soll.

Der Stoffwechsel bei Nahrungszufuhr. Man unterscheidet zweckmäßig zwischen einer zur Erhaltung des Gewichtes eben ausreichenden (Erhaltungskost) und einer überschüssigen Kost. Im ersten Falle wird der Energieverbrauch gegen den Hungerzustand nicht merklich verändert; im zweiten Falle findet ein deutlicher Mehrverbrauch statt, der allerdings je nach der Art der gereichten Nahrung verschieden ist (Rubner, Z. f. B. **19**, 1883, 327; Gesetze des Energieverbrauchs, Leipzig 1902, 36).

Wird einem hungernden Tiere Nahrung zugeführt, so ändert sich sofort die Zersetzung in dem Sinne, daß an Stelle der Körperbestandteile die Nahrung verbrannt wird. Wird z. B. Eiweiß zugeführt, so steigt die

Eiweißzersetzung, während die Fettzersetzung zurückgeht. Wird Rohrzucker gereicht, so sinken sowohl die Eiweiß- wie die Fettzersetzung. Diese Vertretungserscheinungen sind von Rubner einer eindringenden Untersuchung unterzogen worden (Z. f. B. **19**, 1883, 313; **21**, 1885, 250 und 337). Er konnte den Nachweis führen, daß die Vertretung der Nahrungstoffe, bezw. einfachst zusammengesetzter Nahrungsmittel sowohl untereinander, wie gegen die im Hunger zu Verlust gehenden Körpersubstanzen merklich nach denselben Verhältniszahlen vor sich geht, nach denen sie sich auch kalorisch vertreten können. Hierzu ist zu bemerken, daß für Eiweiß und Fleisch nicht die in der Bombe ermittelten kalorischen Bruttowerte benützt werden dürfen, sondern die Nettowerte, die nach Abzug der Wärmewerte von Harn und Kot verbleiben (vgl. oben S. 13—15).

Das Ergebnis dieser Versuche ist in nachstehender Tabelle zusammengefaßt (Z. f. B. **21**, 1885, 356). Sie enthält die Stoffmengen, die mit 100 gr Fett gleichwertig oder isodynam sind.

100 r Fett sind isodynam mit:

213 Syntonin	243 Milchzucker
219 Glyzerin	245 Bei Hunger zersetzte Leibessubstanz
229 Stärke	255 Traubenzucker
235 Rohrzucker	
235 Muskelfleisch	

Für die Ernährung mit der gewöhnlichen gemischten Kost ergibt sich, daß die von dem Körper ausnutzbare Energie der Eiweißstoffe ungefähr ebenso groß ist, wie die der Kohlehydrate, so daß es für praktische Zwecke angängig ist, beiden Nahrungsstoffen denselben Wärmewert zuzuschreiben. Wird der mittlere Wärmewert des Nahrungsfettes zu 9,3 Kal. angesetzt, so erhält man folgende Beziehungen (Rubner, Z. f. B. **21**, 1885, 377):

1 gr Eiweiß . . . . . 4,1 Kal.
1 „ Fett . . . . . 9,3 „
1 „ Kohlehydrate . . . 4,1 „

und als Vertretungswerte in runder Zahl

2,3 gr Eiweiß = 1 gr Fett = 2,3 gr Kohlehydrate.

Durch die Kenntnis dieser Beziehungen ist es zuerst möglich geworden, die verwickelten Ernährungsvorgänge von einem einheitlichen Standpunkt zu betrachten und ihren engen Zusammenhang mit dem Wärmehaushalt klarzulegen. Es wird sich unten noch Gelegenheit bieten, auf einige der einschlägigen Fragen näher einzugehen.

Die Tatsache der Vertretbarkeit der Nahrungsstoffe untereinander darf indessen nicht so aufgefaßt werden, daß dieselben unterschiedslos für einander eintreten können. Die Vertretungswerte sind nur der zahlen-

mäßige Ausdruck für ihren relativen Wärmegehalt; sie präjudizieren nichts über ihre sonstigen stofflichen Eigenschaften. Die stofflich verschiedene Bedeutung der Nahrungsbestandteile zeigt sich u. a. schon darin, daß es zwar durch reichliche Eiweißzufuhr gelingt, den Zerfall von Fetten oder Kohlehydraten des Körpers aufzuheben, daß dagegen die Eiweißzersetzung durch beliebig große Gaben von Fett oder Kohlehydraten nur eingeschränkt, aber niemals aufgehoben werden kann. Am deutlichsten treten aber die spezifischen Wirkungen der einzelnen Nahrungsstoffe hervor bei reichlicher Kost, auf deren Wirkung nunmehr eingegangen werden soll.

Das Verhalten des Menschen und der Tiere sehr reichlich dargebotener Kost gegenüber ist ein verschiedenes. Es kann unter Auftreten des Sättigungsgefühles, ja sogar von Eckel die Aufnahme von mehr als zureichender Kost verweigert werden. Erfolgt die Aufnahme freiwillig oder erzwungen, so kann die Ausnützung eine schlechte sein, d. h. ein beträchtlicher Teil des Aufgenommenen verläßt den Darm in unvollkommen verdautem Zustand. Im allgemeinen ist aber die Fähigkeit des Verdauungstraktes zur Verarbeitung und Resorption reichlich aufgenommener Nahrung, namentlich beim Hunde, eine sehr weitgehende, so daß ein Einströmen überschüssiger, d. h. die erforderliche Kalorienzahl beträchtlich übersteigender Stoffmengen in die Körpersäfte leicht zu bewerkstelligen ist.

Dem Warmblüter stehen drei Mittel zu Gebote, sich dieser überschüssigen Stoffmengen zu erwehren:

1. Durch primäre Steigerung der Zersetzung (spezifisch-dynamische Wirkung der Nahrung, vgl. S. 205) und Änderung der Wärmeregulation in dem Sinne, daß bei gleicher Temperaturdifferenz zwischen Körper und Umgebung mehr Wärme nach aussen abgegeben wird;

2. durch Leistung von Muskelarbeit;

3. durch Ansatz von Nahrungsmaterial an den Körper, sog. Mästung.

Durch Muskelarbeit kann der Energie- und Stoffverbrauch beträchtlich gesteigert werden. Es ist oben S. 197 als stündlicher Energiebedarf pro kgr eines hungernden Menschen 1,3 Kal. angegeben worden und es sind Werte bis herab zu 1 Kal. beobachtet (Tigerstedt, Nordiskt Med. Ark. Festband 1897, 1). Durch körperliche Arbeit kann der Energieverbrauch auf das dreifache dieses Wertes, bei schwerer Arbeit sogar noch höher steigen.

Die Wärmeregulation des hungernden Tieres, die sog. chemische Wärmeregulation, ist, wie oben S. 198 bemerkt wurde, durch die empfindliche Einstellung der Wärmeproduktion auf die Höhe der Außentemperatur gekennzeichnet. Bei 33° hat die Wärmeproduktion ein Minimum und nimmt von da sowohl beim Sinken wie Steigen der Temperatur zu. Das reichlich ernährte Tier zeigt eine andere Form der Wärmeregulation, die dadurch gekennzeichnet ist, daß innerhalb gewisser Grenzen der Außentemperatur die Wärmeproduktion konstant bleibt und Einrichtungen ins Spiel treten, durch welche die Abgabe der gebildeten Wärme nach außen gesichert wird.

Diese Art der Wärmeregulation ist von Rubner als physikalische der chemischen gegenübergestellt worden (Biol. Ges. Marburg 1887, Gesetze des Energieverbrauchs, Leipzig 1902, 152 ff.). Die physikalische Regulation wird bewirkt durch Änderung des Blutstroms in der Haut, durch Wasserverdunstung von Haut und Lunge und einige andere mehr sekundäre Vorkehrungen, wie Vergrößerung oder Verkleinerung der ausstrahlenden bezw. abdunstenden Oberfläche, Änderung der Hautbedeckung, des Wohnorts u. a. m. Für den Menschen ist das Bestehen einer solchen Regulation zuerst durch C. Voit nachgewiesen worden; er fand die Kohlensäure-Ausscheidung eines gesunden und ruhenden Menschen im nüchternen Zustande zwischen 14 und 30° Außentemperatur merklich konstant (Z. f. B. **14**, 1878, 80) und durch neuere Versuche von Rubner und Wolpert (Gesetze, 1902, 203) ist eine annähernd gleichmäßige Zersetzung in noch breiterem Temperaturintervall nachgewiesen. Weitere Ausführungen über Wärmeregulation s. u. S. 209.

Änderungen im Kostmaß führen endlich unter sonst gleichen Bedingungen zu Schwankungen der Körpermasse. Hierbei kommt die stoffliche Ungleichwertigkeit der Nahrungs- bezw. Körperbestandteile sehr deutlich zur Erscheinung. Es ist schon bei Besprechung des Hungerstoffwechsels dargelegt worden, daß derselbe ganz überwiegend auf Kosten des Körperfettes stattfindet. Dementsprechend zeigt sich auch, daß der Ansatz von Nahrungsmaterial am leichtesten und im größten Umfange in Form von Fett geschieht. Eiweißstoffe und Kohlehydrate werden als solche nur in relativ geringem Maße zum Ansatz gebracht. Der Grund ist in beiden Fällen ein verschiedener. Die Kohlehydrate können zwar nach ihrer Resorption aus dem Darm in der Leber und in den Muskeln als Glykogen zum Ansatz kommen (S. 172). Die Fähigkeit, diesen Stoff zu speichern, ist aber, namentlich in den Muskeln, eine beschränkte. Was darüber hinaus resorbiert wird und nicht der Zersetzung anheimfällt, wird in Fett verwandelt und als solches abgelagert. Daß die Fettmast bei reichlicher Zufuhr von Kohlehydraten leicht gelingt, ist eine den Landwirten seit langem bekannte Tatsache. Der Nachweis, daß aus den Kohlehydraten Fett entsteht, ist aber erst durch genaue Stoffwechselversuche erbracht worden (vgl. C. Voit, Münchener Sitzungsberichte 1885, 28, Lehmann und E. Voit, Z. f. B. **42**, 1901, 619).

Am wenigsten geeignet zur Mästung ist eine vorwiegend aus Eiweiß bestehende Kost. Fütterung mit reinem Eiweiß hat sich bisher nicht durchführen lassen. Dagegen lassen sich Hunde leicht mit sog. Fleischeiweiß ernähren, ein Präparat, das nach Rubner (Z. f. B. **21**, 1885, 278) gewonnen wird, indem man möglichst fettfreies Fleisch zerkleinert und wiederholt mit warmem Wasser auslaugt. Die wesentlichen Erscheinungen der Eiweißernährung lassen sich übrigens auch bei Fütterung mit magerem Fleisch beobachten.

Wird in der Kost die Eiweißmenge vermehrt, so steigt schon in den nächsten Stunden die Stickstoffausscheidung durch den Harn und der Stoffwechsel zeigt die Tendenz, die tägliche Stickstoffausscheidung auf den Wert der täglichen Stickstoffzufuhr einzustellen. Bleibt die Stickstoffzufuhr durch eine Reihe von Tagen konstant, so tritt tatsächlich Gleichgewicht zwischen dem zugeführten und dem ausgeschiedenen Stickstoff ein, ein Zustand, der als Stickstoffgleichgewicht bezeichnet wird (vgl. Voit u. Bischoff, Die Gesetze der Ernährung des Fleischfressers, München 1860, Voit, Handb. VI. 104 ff.). Wie vollständig quantitativ nach eingetretenem Gleichgewicht der eingeführte Stickstoff in Harn und Kot wieder erscheint, ist durch die schönen Versuche von M. Gruber gezeigt worden (Z. f. B. **16**, 1880, 367). Bis zur Einstellung auf dieses Gleichgewicht wird durch einige Tage nach Erhöhung der täglichen Eiweißdosis etwas weniger Stickstoff ausgeschieden als aufgenommen und da dasselbe auch für den Kohlenstoff gilt, so muß Eiweiß im Körper zum Ansatz kommen. Dieser Vorgang nimmt aber ein Ende, sobald die Einstellung auf Stickstoffgleichgewicht erreicht ist.

Wird andererseits die Eiweißmenge in der Kost vermindert, so sinkt auch die Eiweißzersetzung, so daß es nach einigen Tagen wieder zur Einstellung auf Stickstoffgleichgewicht kommen kann. Ist die Eiweißzufuhr aber zu gering, so bleibt die Eiweißzersetzung dauernd höher als die Zufuhr und es ist ein zu fortschreitender Abmagerung führender teilweiser Hungerzustand gegeben.

Es ist demnach beim Erwachsenen innerhalb der Grenzen von zureichender und reichlicher, vorwiegend eiweißhaltiger Kost ein Wechsel des Eiweißbestandes in geringem Umfange zu erzielen. Ganz anders verhält sich in dieser Beziehung das wachsende Individuum.

Die Tatsache, daß der erwachsene Organismus sich des überschüssig aufgenommenen Eiweißes alsbald wieder entledigt, ist sehr bemerkenswert. Sie darf aber nicht so aufgefasst werden, als ob das überschüssige Eiweiß völlig oxydiert würde. Die Stoffwechseluntersuchungen von Pettenkofer und Voit haben nämlich gezeigt, daß mit dem Stickstoffgleichgewicht nicht notwendig auch Kohlenstoffgleichgewicht verbunden ist. Es kann bei bestehendem Stickstoffgleichgewicht Kohlenstoff aus dem Körper zu Verlust gehen oder auch in ihm zum Ansatz gelangen. Letzteres findet bei sehr reichlicher Eiweißzufuhr statt (M. Gruber, Z. f. B. **42**, 1901, 407). Es muß also streng unterschieden werden zwischen der Abspaltung und Ausscheidung des Stickstoffs bezw. stickstoffreicher und kohlenstoffarmer Bestandteile aus dem Eiweißmolekül und der Verwendung des stickstofffreien Restes. Letzterer besteht aller Voraussicht nach aus Kohlehydraten oder denselben nahestehenden Atomgruppen. Hierfür sprechen die neueren Erfahrungen über die Konstitution des Eiweißmoleküls (Langstein, E. d. P. **1**, I, 63), die Bildung von

Glykogen aus Eiweiß (Cremer, Ebenda 876) und andere Erwägungen (Rubner, Gesetze des Energieverbr. S. 380. Nach letzterem Forscher kann etwa die Hälfte der aus dem Eiweiß zu gewinnenden Kalorien in Gestalt von Kohlehydraten zur Abspaltung kommen, a. a. O. 386). Wird aber die Bildung oder Abspaltung von Kohlehydraten aus dem Eiweiß zugegeben, so kann weiterhin die Entstehung von Fett nicht mehr geleugnet werden, denn es wäre nicht einzusehen, warum die aus dem Eiweiß stammenden Kohlehydrate sich anders verhalten sollten, wie die in der Nahrung aufgenommenen.

Immerhin geschieht der Ansatz von stickstofffreiem Material bei Eiweißfütterung niemals in so ausgiebiger Weise, wie bei gemischter Kost, weil, wenigstens beim Menschen, die Bewältigung großer Eiweißmengen bald eine Grenze findet und weil reichliche Eiweißzufuhr den gesamten Energieverbrauch erheblich vergrößert, nach Rubner um 30—40% (Gesetze des Energieverbrauchs S. 327). Dieser Mehrbedarf muß durch das zugeführte Eiweiß gedeckt werden; es ist daher verständlich, daß von dem stickstofffreien Rest des Eiweißes wenig eingespart werden kann.

Die Eigenschaft der Nahrungsstoffe, den Energieverbrauch über das Maß des Hungerstoffwechsels emporzutreiben, heißt ihre spezifisch-dynamische Wirkung (Rubner, Gesetze des Energieverbrauchs, S. 70 und 327). Durch das Aufhören derselben bei Nahrungsentziehung ist die Verminderung der kalorischen Leistung von 1,4 auf 1,3 Kal. pro kgr und Stunde bedingt, die in dem oben beschriebenen Hungerversuch am Menschen beobachtet wurde.

Die spezifisch-dynamische Wirkung ist am stärksten beim Eiweiß, geringer beim Fett und am geringsten bei den Kohlehydraten (Rubner, a. a. O. 334). Aus ihr erklärt sich die Tatsache, daß Ansatz (in Gestalt von Fett) am leichtesten durch Kohlehydrate, am schwierigsten durch Eiweiß zu erzielen ist. Es ist übrigens zu bemerken, daß die spezifisch-dynamische Wirkung nur innerhalb der Grenzen der physikalischen Wärmeregulation deutlich zutage tritt, während im Zustand der chemischen Regulation der für die Verarbeitung der Nahrung erforderliche Mehrverbrauch an Energie den thermischen Bedürfnissen des Organismus unverkürzt zu gute kommt und daher durch Einsparung anderweitiger Zersetzung verdeckt wird. Die spezifisch-dynamische Wirkung ist nicht als ein Luxusverbrauch zu deuten, d. h. sie kommt nicht in der Weise zu stande, daß um so mehr Substanz verbrannt wird, je größer die Zufuhr ist. Dem widerspricht schon die Abhängigkeit von der stofflichen Beschaffenheit der Nahrung, vor allem aber der Umstand, daß sie — stets innerhalb der Grenzen der physikalischen Regulation — auch dann auftritt, wenn nur eine dem Kalorienbedarf des Hungerzustandes genügende Nahrungsmenge zugeführt wird (Rubner, a. a. O. 334). Sie kann daher nur begründet sein in der größeren oder geringeren Leichtigkeit, mit der die eingeführten Nahrungs-

stoffe zu den Leistungen des Organismus herangezogen oder wie das oben ausgedrückt wurde, verarbeitet werden können (Rubner, a. a. O. 356).

Eine wichtige Aufgabe der Ernährungsphysiologie ist die Aufstellung von Kostregeln bezw. die Prüfung gegebener Kostmaße auf ihre Zulänglichkeit. Hierbei muß sowohl die stoffliche Zusammensetzung der Nahrung, wie ihr Energiegehalt in Betracht gezogen werden.

Die in der Natur sich darbietenden tierischen und pflanzlichen Nahrungsmittel sind Flüssigkeiten oder wasserreiche Gewebe, die neben Salzen eine größere oder geringere Menge von organischen Verbindungen enthalten, namentlich solche, die den drei Gruppen von Nahrungsstoffen zuzuzählen sind. Je reicher ein Nahrungsmittel an solchen Nahrungsstoffen, desto höher ist sein Wert. Neben dem Gehalt an Nahrungsstoffen ist aber auch die Struktur der Nahrungsmittel von Belang insofern, als dadurch ihre Verdaulichkeit und Ausnutzbarkeit wesentlich mitbestimmt wird. So sind z. B. die Samen der Leguminosen, trotz eines dem Fleische nahezu gleichen Eiweißgehaltes weniger wertvoll als letzteres, weil durch das Cellulosegerüst die Ausnutzbarkeit verringert wird.

Über die Zusammensetzung der gewöhnlichen Nahrungsmittel liegen sehr zahlreiche und genaue Untersuchungen vor (vgl. J. König, Chemische Zusammensetzung der menschlichen Nahrungs- und Genußmittel. 3. Aufl. Berlin 1889). Man wird also für eine gegebene Kost leicht ihren Gesamtgehalt an Eiweiß, Fett und Kohlehydraten ermitteln und unter Zugrundelegung der Rubnerschen Zahlen den kalorischen Nutzeffekt mit einer für die Praxis genügenden Genauigkeit berechnen können.

Der von einer Kost zu verlangende Energiegehalt richtet sich für den Erwachsenen namentlich nach dem Maße körperlicher Arbeit, die er zu verrichten hat. In dem oben beschriebenen Hungerversuch ist der Energiebedarf des jungen Mannes, der nur leichte Arbeit verrichtete, während der Hungerzeit zu 2000 Kal. im Tage oder zu 1,3 Kal. pro kgr und Stunde gefunden worden. Es ist sogar bei vollständiger Muskelruhe im nüchternen bezw. hungernden Zustand ein Herabsinken der Zersetzung auf 1 Kal. pro kgr und Stunde beobachtet (Johanssen, Sk. A. 8, 1898, 85; Tigerstedt, Nord. Med. Ark. **37**, 1897, 1). Berücksichtigt man, daß im Zustande physikalischer Wärmeregulation auch die zureichende Kost den Energiebedarf steigert und daß etwa 10 % der Einfuhr durch den Kot zu Verlust gehen, so wird man bei leichter Arbeit die Energiezufuhr nicht unter 2400—2500 Kal. im Tag einschränken, während sie bei mittlerer bis schwerer Arbeit auf das $1^1/_2$fache bis doppelte und selbst darüber gesteigert werden muß (vgl. Rubner, Z. f. B. **21**, 1885, 378 ff., sowie Tigerstedt, Hygiea, Stockholm, **62**, 1900, 121).

Frägt man, in welchen Verhältnissen sich die einzelnen Nahrungsstoffe an der gesamten Zufuhr beteiligen sollen,

so muß vor allem eine gewisse Eiweißmenge verlangt werden. Wie der Stoffwechselversuch lehrt, findet Ausscheidung von Stickstoff, aus zerfallenem Eiweiß stammend, unter allen Umständen statt, und hört auch im Hunger nicht auf; es ist die Aufgabe der Ernährung, hierfür einen gleichwertigen Ersatz zu schaffen. Derselbe kann nach den bisherigen Erfahrungen nur durch Eiweiß geliefert werden, wenn letzteres auch zum Teil durch Leim vertreten werden kann (C. Voit, Handb. 124, Kirchmann, Z. f. B. **40**, 1900, 54). Die Fähigkeit, Eiweiß aus salpetersaurem bezw. pflanzensaurem Ammoniak zu bilden, die in der pflanzlichen Ernährung eine so große Rolle spielt, kommt für die tierische Zelle anscheinend nicht in Betracht. Ob die Synthese von Eiweiß aus den tryptischen, biuretfreien Spaltungsprodukten des Eiweißes (vgl. Löwi, A. e. P. **48**, 1902, 303), so wichtig sie in theoretischer Hinsicht ist, für die praktische Ernährungslehre jemals Bedeutung erlangen wird, muß dahingestellt bleiben.

Die Menge des zur Ernährung nötigen Eiweißes ist abhängig von dem Alter und Ernährungszustand des Individuums, sodann von der Zusammensetzung der Kost. Junge und magere Individuen bedürfen größerer Eiweißmengen als ausgewachsene und fettreiche. Es ist ferner von maßgebendem Einfluß, ob die erforderliche Kalorienzahl vorwiegend durch Eiweiß beschafft werden soll, wie dies beim Fleischfresser möglich ist oder durch eine gemischte Kost.

Die Erfahrung lehrt, daß der Mensch bei freier Wahl eine gemischte Kost bevorzugt und daß die Variation ihrer Zusammensetzung aus den drei Nahrungsstoffen unter den verschiedensten sozialen Verhältnissen relativ gering ist. Aus einer von Rubner gegebenen Zusammenstellung der Kost zahlreicher Berufsklassen ist zu entnehmen, daß die meisten Menschen ihre Ernährung bewerkstelligen mit einer Kost, die 12—18% ihres gesamten Kaloriengehaltes in der Form von Eiweiß besitzt. Dies gilt namentlich für die große Zahl der arbeitenden Klassen. Nur bei schwerster körperlicher Arbeit kann die Eiweißzufuhr auf 8—9% der gesamten Kalorienmenge sinken, während umgekehrt die wohlhabenden Klassen einen Eiweißgehalt von 16—20% bevorzugen. Der Grund hierfür liegt teils in der natürlichen, durch die Zubereitung noch erhöhten Schmackhaftigkeit der Eiweißnahrung, teils in ihrer Kostspieligkeit. Sie ist teuer nicht nur dem Marktpreise nach, sondern auch insofern, als sie entsprechend ihrer spezifisch-dynamischen Wirkung eine Erhöhung des Kalorienbedarfs bedingt. Die Eiweißnahrung, in Gestalt von Fleisch genommen, ist ferner relativ voluminös, indem auf 100 gr frische Substanz treffen

bei Fleisch . . . 96,3 Kalorien
„ Brot . . . . 280,2 „
„ Fett . . . . 942,3 „ (Rubner, a. a. O. 404).

Der hohe Kalorienbedarf bei schwerer körperlicher Arbeit bringt es mit sich, daß die kalorienreichen Nahrungsmittel bevorzugt werden.

Der Fettgehalt zeigt in den untersuchten Kostmaßen einen viel größeren Wechsel. Die Zahlen bewegen sich zwischen 2 % (Japaner) und 46 % (oberbayerischer Holzarbeiter) des gesamten Kaloriengehalts. Neben dem Bedürfnis nach möglichst konzentrierter Kost spielen hier jedenfalls auch örtliche Bedingungen in Gestalt von Klima und Beschaffenheit der vorkommenden Nahrungsmittel eine wichtige Rolle.

Alle untersuchten Kostmaße zeichnen sich durch den Reichtum an Kohlehydraten aus. Sie sind mit 50—70 % des gesamten Kalorienwertes vertreten. Neben ihrer Billigkeit kommt die geringe spezifisch-dynamische Wirkung als wertvolle Eigenschaft in Betracht. Mit der letzteren Eigenschaft und wohl auch mit der nahen chemischen Verwandtschaft zu dem stickstofffreien Rest des Eiweißmoleküls hängt ihre eiweißsparende Wirkung zusammen, d. h. es ist bei kohlehydratreicher, im übrigen aber den normalen Kalorienbedarf nicht überschreitender Kost möglich Konstanz des Körpergewichts, Stickstoffgleichgewicht und Leistungsfähigkeit zu erhalten mit einer Eiweißmenge, welche der im Hunger zersetzten nahe kommt oder sogar dieselbe noch etwas unterschreitet (vgl. E. Voit und Korkunoff, Z. f. B. **32**, 1895, 58; Sivén, Sk. A. **10**, 1899, 91 und **11**, 1901, 308).

Auf Grund der vorstehenden Beobachtungen und Überlegungen wird man für den Erwachsenen, sofern nicht ungewöhnlich schwere Arbeit zu leisten ist, eine Kost als normal bezeichnen dürfen, in der $^1/_6$ des gesamten Kaloriengehaltes aus Eiweiß, $^1/_6$ aus Fett und $^4/_6$ aus Kohlehydraten besteht (Rubner, Z. f. B. **21**, 1885, 405).

Zu den notwendigen Bestandteilen der Nahrung gehören auch Stoffe, die vom Körper nicht oxydiert werden und daher nicht als Quelle kalorischer Energie dienen können wie das Wasser und die Salze. Notwendig sind ferner die Gewürze, Geruchs- und Geschmacksstoffe, welche die Nahrung erst zu einer genießbaren, die Sekretionen anregenden machen. Sie werden als Genußmittel bezeichnet.

Wenn bei Aufstellung der Kostmaße auf diese Stoffe in der Regel nicht besonders Rücksicht genommen wird, so erklärt sich dies daraus, daß die Nahrungsmittel, aus denen sich die Speisen zusammensetzen, sie fast ohne Ausnahme in genügender Menge enthalten, bezw. bei der Bereitung gewinnen. Von besonderer Wichtigkeit sind das Wasser und die Salze. Entfernt man sie künstlich aus der Nahrung, d. h. macht man Nahrung möglichst wasserfrei oder salzarm, so treten in kurzer Zeit schwere Störungen auf, die zum Tode führen, wenn nicht eine Änderung der Kost eintritt. Solche Versuche sind ausgeführt und ihre sehr auffälligen Wirkungen beschrieben worden in bezug auf das Wasser von Nothwang (Arch. f. Hyg. **14**, 1892, 272) und Straub (Z. f. B. **38**, 1899, 537); in bezug auf die Salze von Forster (Z. f. B. **9**, 1873, 297) und Zunin

(Z. phl. C. **5**, 1871, 31); in bezug auf den Kalk von E. Voit (Z. f. B. **16**, 1880, 55).

Es kann übrigens der Fall eintreten, daß die Nahrung auch ohne künstliche Entziehung der Salze eine nicht genügende Menge derselben oder sie nicht in der richtigen Zusammensetzung enthält. So ist nach Bunge die Milch so arm an Eisen, daß der Säugling von seinem Eisengehalt einbüßt (Lehrb. Leipzig 1901, II. 119). Hierher gehört auch die Erscheinung, daß reine Pflanzenkost ohne Zusatz von Kochsalz auf die Dauer kaum erträglich zu sein scheint. Die Ursache für diese Erscheinung erblickt Bunge in dem Überwiegen des Kaliums in der Pflanzenasche, bei dessen Ausscheidung der Körper auch von seinem Natrium einbüßt.

Wie es scheint ist auch ein gewisser Gehalt an unverdaulichem Material in der Nahrung insofern von Bedeutung, als dadurch die Peristaltik und vielleicht auch die Sekretionen angeregt werden. Namentlich treten im langen Darm der Pflanzenfresser ohne einen gewissen Ballast an Cellulose bald Störungen auf, die verderblich werden können.

Tierische Wärme.

Der Mensch zählt zu den Warmblütern, d. h. zu jenen Organismen, deren Körpertemperatur konstant und höher ist als die der Umgebung. Die Konstanz ist keine vollkommene. Es finden unter gewöhnlichen Verhältnissen Schwankungen, etwa in der Breite eines Grades statt, die eine tägliche Periode zeigen insofern, als früh morgens die Temperatur am niedrigsten (36,5 °), abends am höchsten ist (37,5 °). (Jürgensen, Die Körperwärme des gesunden Menschen, Leipzig 1873.) Diese Schwankungen hängen namentlich ab von der Nahrungsaufnahme und den Muskelbewegungen. Der Warmblüter ist sogar im stande, seine Eigentemperatur zu behaupten in Luft, die höher temperiert ist als er selbst, vorausgesetzt, daß dieselbe trocken ist.

Die Fähigkeit, die Eigentemperatur unter so verschiedenen Bedingungen konstant zu halten, verdankt der Warmblüter regulatorischen Einrichtungen, durch die das Gleichgewicht zwischen den produzierten Wärmemengen und den nach außen abströmenden stets wieder hergestellt wird. Diese regulatorische Leistung hat indessen ihre Grenzen. Durch starke Wärmeentziehungen kann, besonders leicht bei jungen Tieren, die Körpertemperatur erniedrigt werden. Ist die Umgebungstemperatur höher als 33 °, so steigt, namentlich in feuchter Luft, die Körpertemperatur an und es treten die Erscheinungen der Überhitzung auf. Steigerungen der Körpertemperatur aus inneren Gründen (Störungen der Regulation) nennt man Fieber.

Es ist bereits oben bei der Besprechung des Stoffwechsels auf die enge Beziehung zur Wärmeregulation hingewiesen und eine chemische Regulation von der physikalischen unterschieden worden. Die chemische Regulation ist die des hungernden Tieres; sie äußert sich durch eine Abhängigkeit der Zersetzungsgröße und damit der Wärmeproduktion von der Außentemperatur. Indem die Außentemperatur von 0 bis 33° steigt, sinkt die Intensität des Stoffwechsels erst rasch, dann langsam zu dem bei 33° liegenden Minimum. Steigt die Außentemperatur noch höher, so nimmt auch die Zersetzung wieder zu, gleichzeitig aber auch die Körpertemperatur.

Als Beispiel für die äußerst empfindliche Einstellung, auch für nur kleine Änderungen der Außentemperatur, können nachstehende Versuchsresultate von Rubner dienen (Biol. Gesetze, Marburg 1887, 13), welche die Abhängigkeit der Kohlensäureausscheidung ausgewachsener hungernder Meerschweinchen von der Aussentemperatur erkennen lassen.

Außentemperatur	Temperatur des Tieres	CO_2 pro kgr und Stunde in gr
0	37,0	2,905
11,1	37,2	2,151
20,8	37,4	1,766
25,7	37,0	1,540
30,3	37,7	1,317
34,9	38,2	1,273
40,0	39,5	1,454
Derselbe Versuch an einem jungen Tiere:		
0	38,7	4,500
10	38,6	3,433
20	38,6	2,283
30	38,7	1,778
35	39,2	2,266

Noch anschaulicher werden die Ergebnisse durch die Kurven der Figur 29 S. 211. Das junge Tier zeigt entsprechend seiner relativ größeren Körperoberfläche höhere Werte der Kohlensäurebildung. Im übrigen ist der Verlauf der beiden Kurven ein überaus ähnlicher.

Die Vergrößerung des Gaswechsels in niederer Umgebungstemperatur war schon Crawford (On animal heat, 2nd. Ed. London 1788) und Lavoisier (Oeuvres t. 2.) bekannt. Zur Erklärung wurde angenommen, daß der bei niederer Temperatur dichtere Sauerstoff in der Lunge eine stärkere Verbrennung entfache. Diese Vorstellung wurde als unzureichend erwiesen durch die Versuche von B. Brodie (Phil. Trans. London **101**,

1811 und **102**, 1812). Dieselben ergaben, daß Durchschneidung des Halsmarkes, Vergiftung mit Curare oder (blausäurehaltigem) Bittermandelöl zu raschem Sinken der Körpertemperatur führen. Damit war eine Beteiligung des Nervensystems an der Regulation erwiesen, die durch zahlreiche spätere Versuche bestätigt worden ist. Dagegen ist es Brodie noch nicht gelungen, nach den genannten Eingriffen eine Änderung des Gaswechsels zu finden. Dieser Nachweis wurde erst durch die Versuche von Pflüger (A. g. P. **5**, 1872, 629) erbracht, welcher zeigte, daß die Tiere mit durchschnittenem Halsmark sich in bezug auf Körpertemperatur und Gaswechsel wie Kaltblüter verhalten. Man vgl. hiezu auch Zuntz (A. g. P. **12**, 1876, 522; Pflüger, Ebenda **18**, 1878, 255). Besonders deutlich zeigt sich die Wirkung der Markdurchschneidung in den Versuchen von Pembrey (J. of P. **17**, 1894/95 und Textb. I. 1898, 859).

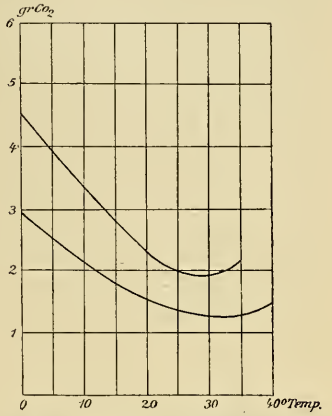


Fig. 29. Die Kohlensäure-Ausscheidung von Meerschweinchen (pro kgr und Stunde) in ihrer Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur. Die obere Kurve bezieht sich auf ein junges, die untere auf ein ausgewachsenes Tier. Nach Rubner.

Vor der Durchschneidung			3 Stunden nach Durchschneidung des Brustmarkes		
Viertelstündige Perioden			Viertelstündige Perioden		
CO_2 in Decimilligramm	Temperatur der Umgebung	Bemerkungen	CO_2 in Decimilligramm	Temperatur der Umgebung	Bemerkungen
391	25,0°	Maus ruhig	222	22,0	Maus ruhig
372	24,0°	„ „	229	22,0	„ „
558	12,5°	„ unruhig	250	11,75	Lebhafte Bewegungen in den Vorderbeinen
572	12,5°	„ „	158	11,75	Maus ruhig

Während die unverletzte Maus chemisch reguliert, d. h. um so mehr Wärme produziert je niedriger die Außentemperatur ist, zeigt das operierte Tier bei überhaupt geringerer Zersetzungsgröße ein Fallen derselben mit der Temperatur.

Das Gewebe, dessen gesteigerte Zersetzung für den Wärmeverlust in kühler Umgebung in erster Linie aufkommt, sind die Muskeln. Hierfür

spricht vor allem die Aufhebung der Regulation durch Kuraresierung. Die Regulierung geschieht aber nicht durch Mehrung der mechanischen Muskelleistungen, überhaupt anscheinend nicht durch Kontraktionsvorgänge, sondern durch unmittelbare Zunahme des chemischen Umsatzes. Es ist allerdings bekannt, daß namentlich beim Menschen, in kühler Umgebung eine eigentümliche Tätigkeit der Skelettmuskeln einzutreten pflegt, die man als Kälteschauer oder Kältezittern bezeichnet und die eine Erhöhung des Gaswechsels herbeiführt (Löwy. A. g. P. **46**, 1890, 189; Johansson, Sk. A. **7**, 1897, 123). Es kann indessen noch nicht als bewiesen gelten, daß die chemische Wärmeregulation allein auf diese Tätigkeitsform der Muskeln angewiesen ist (vgl. Rubner, Gesetze des E. V. 1902, 198 ff.). Die Annahme, daß durch die gewöhnlichen zentrifugalen oder motorischen Nerven des Muskels oder gar durch besondere Nerven, die Größe des Umsatzes unmittelbar und ohne sonstige Nebenwirkungen bestimmt werde, ist freilich auch wenig befriedigend.

Wie die chemische Regulation, so ist auch die physikalische Regulation der Temperatur unter der Herrschaft des Nervensystems. Die physikalische Regulation gewährleistet innerhalb gewisser Temperaturgrenzen, etwa zwischen 15 und 35 °, Konstanz des Stoffwechsels, weil durch besondere Einrichtungen dafür gesorgt ist, daß die produzierte Wärmemenge nach außen abfließt. Hierzu dienen Veränderungen im Blutstrom der Haut und in der Wasserverdunstung von Haut und Lunge. Bei hoher Außentemperatur rötet sich die Haut des Menschen und bedeckt sich schließlich mit Schweiß. Stärkere Verdunstung von der Lunge spielt beim Menschen nur dann eine Rolle, wenn infolge von Muskelanstrengungen die Atmung tief und rasch wird. Beim Hunde tritt die Wasserverdunstung von der Zunge und der Respirationsschleimhaut an Stelle der Schweißabsonderung.

Die äußere Temperatur hat zweifellos eine direkte Wirkung auf die Gefäßmuskeln. Kälte erhöht ihren Tonus, Wärme erschlafft ihn (Mac William, Proc. R. Soc. **70**, 1901, 109). Die über große Flächen sich gleichmäßig erstreckende Einstellung der Gefäßweite im Dienste der Temperaturregulation ist aber eine Leistung des Nervensystems, wie schon aus der Tatsache hervorgeht, daß Körpergebiete mit durchschnittenen Gefäßnerven im allgemeinen eine andere Gefäßweite besitzen als normale.

Die Blutgefäße der Haut bringen das körperwarme Blut bis dicht an die Oberfläche heran, wo es einen Teil seiner Wärme nach außen abgibt. Je weniger Blut durch die Haut strömt, ein desto kleinerer Teil der ganzen Blutmasse unterliegt der Abkühlung. Werden die oberflächlichen Blutgefäße bis zur Blutleere kontrahiert, so rückt die wärmeabgebende Blutfläche in größere Tiefe der Haut, das Temperaturgefälle in der Haut nimmt ab und proportional damit die nach aussen abgegebenen Wärmemengen.

Genügt die Hyperämie der Haut nicht mehr, um die überschüssige Wärme nach außen abzugeben, so tritt die Schweißsekretion helfend hinzu. Dieselbe wird durch Nerven eingeleitet, die mit den ventralen Wurzeln aus dem Rückenmark austreten und dann in den Sympathicus übergehen (Goltz, A. g. P. **11**, 1875, 71 u. 72; Luchsinger, Handb. V, **1**, 1883, 421; Langley, J. of P. **12**, 1891, 347 und **17**, 1894, 296).

Die Schweißsekretion stellt infolge der hohen Verdampfungswärme des Wassers ein sehr ausgiebiges Mittel zur Herabsetzung der Körpertemperatur dar. Jeder Gramm von der Haut verdunstenden Wassers entzieht dem Körper ungefähr 0,6 Kal. oder etwa $^1/_7$ der Wärmemenge, die bei der Verbrennung von 1 gr Eiweiß oder Kohlehydrat im Körper entsteht. Durch 4 Liter Schweiß könnten somit 2400 Kal., d. h. der tägliche Wärmeverlust eines leicht arbeitenden Menschen, dem Körper entzogen werden.

Nach den vorstehenden Erörterungen ist die Wärmeregulation (chemische wie physikalische) von der Tätigkeit zahlreicher zentrifugaler Nerven abhängig. Es ist aus Analogie mit den regulatorischen Einrichtungen für die Atmung, die Herztätigkeit, den Blutdruck etc. höchst wahrscheinlich, daß es auch für das Spiel des wärmeregulierenden Apparates einen Bezirk im Zentralnervensystem gibt, von dem aus die Tätigkeit der in Betracht kommenden zentrifugalen Nerven unterhalten wird, entweder auf reflektorischem Wege oder durch Erregungen, die unter dem Einfluß der jeweiligen Bluttemperatur am Orte (autochthon) entstehen.

Weder der Ort des fraglichen Bezirks noch die Art seiner Erregung sind gegenwärtig bekannt, doch läßt sich mit ziemlicher Sicherheit sagen, daß die später zu besprechenden Einrichtungen für die Auslösung der Temperaturempfindung keine vordringliche Rolle spielen können. Speziell die chemische Regulation zeigt eine so fein abgestufte Abhängigkeit von der Höhe der Bluttemperatur, daß der so leicht umstimmbare Temperatursinn nicht dafür verantwortlich gemacht werden kann. Eine größere Bedeutung dürfte letzterem für die physikalische Regulation zukommen, insoferne als bei Annäherung der Außentemperatur an die Grenzen des physikalischen Regulationsbereiches das Gefühl der Behaglichkeit aufhört und der Mensch veranlaßt wird, in bewußter Weise in das Getriebe der Wärmeregulation einzugreifen durch Änderung der Körperstellung, der Bekleidung, der Temperatur des Wohnraumes u. s. w. Diese bewußt durchgeführten Maßnahmen bezwecken, eine Überschreitung der Grenzen der physikalischen Regulation zu vermeiden, die, von dem Menschen wenigstens, der chemischen entschieden vorgezogen wird. Sinken der Außentemperatur erweckt ferner beim Menschen die Lust zu körperlicher Arbeit, wodurch einer Erniedrigung der Körpertemperatur vorgebeugt wird.

Wie schon erwähnt, haben die Versuche zum Nachweis eines der Temperaturregulation vorstehenden Bezirkes im Zentralnervensystem noch

nicht zu befriedigenden Resultaten geführt. Daß eine Durchschneidung des Kopfmarkes (mit nachfolgender künstlicher Respiration) die Wärmeregulation aufhebt, läßt sich durch Abtrennung des Gefäßzentrums vom Rückenmark erklären. Verletzungen in höher liegenden Gehirnteilen führen oft zum Steigen der Körpertemperatur um 2^0 und darüber. Am sichersten tritt der Erfolg ein auf Verletzungen des medialen Abschnittes des Corpus striatum (Aronsohn und Sachs, A. g. P. **37**, 1885, 232, Tangl, Ebenda **61**, 1895, 559). Die Erfahrung, daß der Erfolg in wenigen Tagen verschwindet und daß nach Abtragung des Gehirns die Temperaturregulation ungestört fortbestehen kann (Fredericq, A. de biol. Gand, **3**, 1882, 747, Corin und van Beneden, Ibid. **7**, 1889, 265), drängt zu der Annahme, daß dem Gehirn nur ein modifizierender Einfluß auf die Temperaturregulation zusteht.

Zehnter Teil.

Die Leistungen der Muskeln.

Die Erörterungen des ersten Teils haben gezeigt, daß der Satz von der Erhaltung der Energie sich auch in seiner Anwendung auf die Lebensvorgänge bewährt. Die Form, in der es hier vorwiegend zur Geltung kommt, läßt sich darstellen durch die Gleichung

$$U = A + Q,$$

oder in Worten: Die Verringerung des Energiegehaltes (U) innerhalb eines Organismus ist gleich der nach außen abgegebenen Arbeitsleistung (A) vermehrt um den Wärmeverlust (Q). (Nernst, Theoret. Chemie, 3. Aufl., Stuttgart 1900, S. 8.) Hierbei ist vorausgesetzt, daß die drei Größen der Gleichung in derselben Energieeinheit gemessen sind. Rechnet man, wie es im ersten Teile geschehen ist, die Wärmeentwicklung auch zu den Arbeiten des Organismus, so wäre rechts vom Gleichheitszeichen nur eine einzige Größe, gleich der Summe $A + Q$ zu setzen.

Die beiden Seiten der vorstehenden Gleichung zeigen, daß der mit dem Leben einhergehende Energiewechsel auf doppeltem Wege gemessen und untersucht werden kann: Erstens durch Beobachtungen der Schwankungen des Energiegehaltes, was im wesentlichen auf die Untersuchung der wechselnden chemischen Zusammensetzung des Körpers hinausläuft. Mit dieser Aufgabe haben sich vorwiegend die vorausgegangenen Vorlesungen beschäftigt. Der andere Weg besteht in der Untersuchung der Leistungen des Körpers; es ist dies die Aufgabe, die den folgenden Vorlesungen vorbehalten ist. Es ist übrigens leicht ersichtlich, daß eine strenge Scheidung dieser beiden Betrachtungsweisen unmöglich und auch unfruchtbar wäre und nur insoferne zu Recht besteht, als die Physiologie der einzelnen Organe und Gewebe bald in der einen, bald in der anderen Richtung weiter gefördert worden ist.

Das Studium der Leistungen des Menschen wird am besten beginnen mit den am offenkundigsten zu Tage liegenden mechanischen Leistungen, den Bewegungen der Gliedmaßen und den Ortsveränderungen des ganzen Körpers, da sie für die menschliche und tierische Organisation als besonders charakteristisch gelten. Sie werden durch Muskeln herbeigeführt. Die Muskeln brauchen nicht dort zu sein, wo die Bewegung sichtbar wird, denn es bestehen im Körper Einrichtungen, die Bewegung zu übertragen. Die Betrachtung dieser Einrichtungen, obwohl Aufgabe des anatomischen Unterrichts, wird sich von der Muskelphysiologie nicht völlig trennen lassen, weil die Eigenschaften der Skelettmuskeln in hohem Maße den Mechanismen angepaßt sind, auf die sie wirken. Anderseits zeigen aber die Skelettmuskeln auch wieder Eigenschaften, die in höherem oder geringerem Grade allen Bewegungsorganen des Körpers zukommen, seien dies quergestreifte oder glatte Muskeln, Geißeln oder Flimmerhaare oder endlich nur kontraktiles Protoplasma. An welchem dieser Gebilde die allgemeinen Eigenschaften untersucht werden, ist an sich gleichgültig, wenn zu weit gehende Verallgemeinerungen vermieden werden. Hier entscheidet nur der technische Gesichtspunkt, insofern es kein kontraktiles Gebilde gibt, welches sich, wie der Skelettmuskel, zu den verschiedensten Versuchsaufgaben eignet.

Alle Muskeln wechseln zwischen zwei Zuständen, die als der ruhende und erregte unterschieden werden. Es ist bekannt, daß der erregte Muskel kurz, dick und hart ist, daß Muskeltätigkeit den Körper erwärmt, die Haut rötet und leicht zum Schwitzen bringt.

Wird der ausgeschnittene, ruhende Muskel mechanischen Einwirkungen unterworfen, so zeigt er sich weich und bildsam; nur solchen Kräften, die ihn in der Richtung seiner Fasern zu strecken suchen, leistet er erheblicheren Widerstand. Hört die Streckung auf, so kehrt der Muskel wieder in seine Ausgangslänge zurück. Er ist also elastisch. Um die Verlängerungen genauer messen zu können, die unter der Wirkung streckender Kräfte auftreten, verknüpft man ein Ende des Muskels zweckmäßig mit einem einarmigen Hebel, der die Bewegung vergrößert und sie auf einer geeigneten Schreibfläche zur Aufzeichnung bringt. Durch den Hebel wird ferner die Bewegung in eine bestimmte, zur Drehungsachse senkrecht stehende Ebene gezwungen; der Hebel bildet somit eine Führung.

Hängt man nun unterhalb des Muskels Gewichte an den Hebel, so wird mit wachsendem Gewicht der Muskel immer länger. Es zeigt sich aber, daß für gleiche Gewichtszuwüchse die Verlängerungen nicht gleich bleiben, sondern beständig abnehmen. Trägt man die gefundenen Muskellängen in ein Koordinatensystem ein, in dem die Gewichte nach rechts, die Muskellängen nach unten aufgetragen werden, so erhält man die Beziehung zwischen Gewicht und Länge in Gestalt einer gebrochenen Linie (Fig. 30).

Werden nun die Gewichte wieder abgenommen, so kehrt der Muskel sofort gegen seine Ausgangslänge (auch als natürliche Länge bezeichnet) zurück, ohne sie indessen völlig zu erreichen. Man bemerkt, daß die Einstellung unmittelbar nach Entfernung der Gewichte am unvollkommensten ist und sich mit der Zeit bessert; eine ähnlich allmähliche Einstellung findet auch bei der Dehnung des Muskels statt. Es sind dies die Erscheinungen der sog. elastischen Nachwirkung, die zwar bei keinem elastischen Körper ganz vermißt werden, in so hohem Grade wie beim Muskel aber selten zu finden sind. Dieses Verhalten ist befremdlich gegenüber der Tatsache, daß im lebenden Körper die unzählige Male einwirkenden, oft sehr erheblichen Spannungen niemals zu einer elastischen Nachwirkung führen, die sich durch die Schlaffheit der Muskeln und das Schlottern der Gelenke bald verraten müßte. Da nun nicht gut anzunehmen ist, daß sich der frisch aus dem Körper entnommene Muskel in bezug auf seine Elastizität so sehr verschieden verhält von dem unversehrten, so wird geschlossen werden müssen, daß jene Änderungen in der Struktur bezw. in der chemischen Zusammensetzung, die in der elastischen Nachdehnung ihren sichtbaren Ausdruck finden, innerhalb des lebenden Körpers durch entgegenarbeitende Prozesse immer wieder aufgehoben werden.

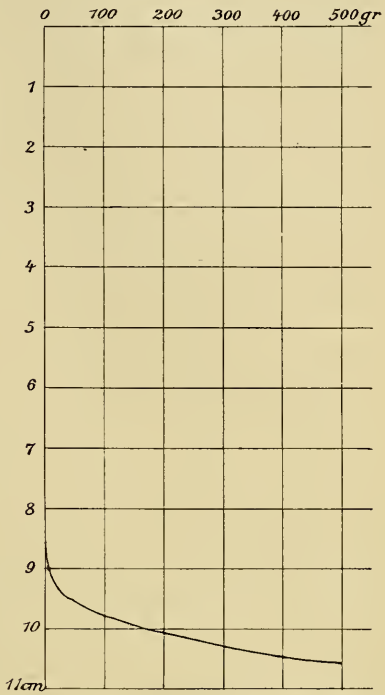


Fig. 30. Dehnungskurve eines Froschmuskels (Doppel-Gracilis und -Semimembranosus) von 8,6 cm Länge im ungespannten Zustande.

Ein weiterer Vorteil des Hebels besteht darin, daß er größere Freiheit gewährt in der Art der Belastung, indem eine bestimmte Spannung des Muskels auf verschiedene Weise erzielt werden kann. Befestigt man das spannende Gewicht genau unter dem Angriffspunkt des Muskels an dem Hebel, so ist selbstverständlich die Spannung des Muskels gleich der Kraft, mit der das Gewicht von der Erde angezogen wird. Ist jedoch das spannende Gewicht an einem anderen Punkte des Hebels befestigt, so ist die Spannung des Muskels nicht mehr gleich dem Gewicht, sondern kleiner oder größer, je nachdem der Hebelarm des Gewichts kleiner oder größer ist als der des Muskels.

Ein drehbares System, wie der Muskelhebel, ist eben nur dann in Ruhe, wenn gleiche und entgegengesetzte Drehungsbestrebungen auf dasselbe einwirken. Das Drehungsbestreben oder Drehungsmoment einer Kraft in bezug auf das drehbare System wird aber gemessen durch das Produkt aus der Kraft in ihrem Hebelarm, d. h. in ihrem Abstand von der Drehungsachse. So sind z. B. zwei gleiche Gewichte auf der Wage nur solange ohne drehende Wirkung, als die beiden Arme der Wage gleich lang, die Drehungsmomente also gleich und entgegengesetzt sind. Benützt man eine Wage mit ungleichen Armen, so müssen (bei Gleichgewicht) auch die Gewichte ungleich und zwar den Hebelarmen umgekehrt proportional sein. Dementsprechend kann auch am Muskelhebel eine bestimmte stets gleiche Spannung des Muskels erzielt werden sowohl durch ein großes Gewicht, das nahe der Achse des Hebels, wie durch ein kleines, das entfernt von der Achse befestigt ist. Endlich könnte man eine Anzahl von Gewichten bezw. ihre Abstände von der Achse so wählen, daß wiederum der gleiche Effekt erzielt wird.

Ein derartiger Fall ist verwirklicht, wenn der Muskel durch das Gewicht des horizontal gestellten Hebels allein in Spannung versetzt wird. Hier finden sich Massenteilchen in den verschiedensten Entfernungen von der Achse und die Wirkung der Schwere wird gleich sein der Summe ihrer Drehungsmomente. Will man die Spannung des Muskels kennen lernen, so wird man in der Regel dieselbe auf dem Wege des Versuchs bestimmen. Zu dem Ende verknüft man den Hebel durch einen Faden mit einer Wage und legt auf die andere Wagschale solange Gewichte, bis der Hebel in horizontaler Lage stehen bleibt. Das Produkt aus diesem Gewicht und dem Abstand des Fadens von der Drehungsachse gibt das Drehungsmoment D der Schwere an dem horizontal gestellten Hebel, während es für eine Stellung, die sich nach unten oder oben um den Winkel α von der genannten Ausgangsstellung entfernt, den Wert D cos α annimmt.

Kennt man die Lage des Schwerpunktes des Hebels (für geometrisch einfache Formen und homogenes Material durch Rechnung oder Konstruktion, sonst experimentell zu ermitteln), so ist das Drehungsmoment der Schwere in bezug auf den horizontal gestellten Hebel gleich seinem Gewicht multipliziert mit dem Abstand des Schwerpunkts von der Drehungsachse. Dividiert man dieses Produkt durch den Abstand des Muskels (oder seiner Verlängerung) von der Drehungsachse, so erhält man die Spannung des Muskels.

Letztere Ableitung ist von besonderem Interesse, weil sie die Ermittlung der Muskelspannungen im lebenden Körper in allen Fällen des Gleichgewichts gestattet. Wirkt als äußere Kraft nur die Schwere, so muß zur Bestimmung der Muskelspannungen das Gewicht der einzelnen Körperabschnitte und die Lage ihrer Schwerpunkte gegeben sein. Diese

Konstanten sind von W. Braune und O. Fischer (Leipz. Abh. **13**, 1885) an drei Leichen bestimmt und von O. Fischer (Ebenda **25**, 1899) sind auch die Regeln für die Zusammensetzung der Einzelschwerpunkte angegeben worden. Anderseits muß auch die Anordnung der Muskeln und der Abstand ihrer Fasern von den Drehungsachsen bekannt sein. Bei einfach gebauten Muskeln kann man mit Vorteil die verschiedenen Fasern durch eine resultierende Zugkraft ersetzen.

Im allgemeinen sind die Drehungsmomente der Muskeln in bezug auf ihre Gelenke abhängig von der Gelenkstellung. Für alle Lagen und Muskeln eines Gelenks durchgeführte Bestimmungen der Drehungsmomente liegen bisher nur für das Hüft-, Schulter- und Ellbogengelenk vor. Die einschlägige Literatur findet sich bei Braune und Fischer (Leipz. Abh. **15**, 1889). Man vgl. auch O. Fischer, Leipz. Abh. **27**, 1902, 518.

Die Untersuchung der Dehnbarkeit des Muskels ist oben in der Weise durchgeführt worden, daß das spannende Gewicht sprungweise vergrößert und die zugehörigen Muskellängen gemessen wurden. Indem man letztere in ein Koordinatensystem einträgt, erhält man eine gebrochene Linie, die sich in eine Kurve, die Dehnungskurve, verwandeln würde, wenn es gelänge, die Spannung stetig wachsen zu lassen. Letzteres ist möglich, wenn man das belastende Gewicht in stetigem Zuge auf dem Hebel entlang führt. Sorgt man dafür, daß die Schreibfläche mit gleicher Geschwindigkeit an der Spitze des Hebels vorbeigeführt wird, so verzeichnet der Muskel seine Dehnungskurve direkt auf, da die nach abwärts gerichteten Ordinaten den Muskellängen, die nach rechts oder links gerichteten Abszissen den Spannungen proportional sind. Dieser Gedanke liegt der Konstruktion des ersten Muskelindikators von Blix zu grunde (Upsala Förhandl. **9**, 1874, 555) und ähnlich ist auch Brodie verfahren (J. of A. a. P. **29**, 1895, 367). Später hat Blix dem Instrument eine noch zweckmäßigere Form gegeben, die mit einer leichten Modifikation nach F. Schenk in Fig. 31 schematisch dargestellt ist (vgl. Skand. Arch. **3**, 1892, 305; A. g. P. **79**, 1900, 360). Das Instrument besteht aus einem metallenen Winkel W, an dessen langem, horizontalen Schenkel der Muskel M befestigt ist, während der kurze vertikale Schenkel das Achsenlager für den einarmigen Hebel H trägt. Der leichte aber möglichst starre Hebel setzt sich in eine kurze Stahllamelle L fort, mit deren freiem Ende die untere Sehne des Muskels verknüpft ist. Unterhalb des Angriffspunktes des Muskels befindet sich eine

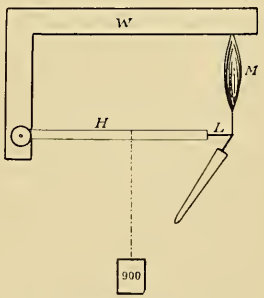


Fig. 31. Muskelindikator nach M. Blix.

abwärts gerichtete Schreibfeder, die mit ihrer Spitze eine berußte Platte berührt. Bei Verkürzungen oder Verlängerungen des Muskels schreibt die Spitze der Feder Bogenlinien mit der Hebelachse als Mittelpunkt. Ändert sich die Spannung durch den Zug eines Gewichtes an dem Hebel, so wird die Stahllamelle durchgebogen und die Spitze der Feder schreibt Kurven, die annähernd als Kreisbögen betrachtet werden können, mit dem Angriffspunkt des Muskels als Mittelpunkt. Man erhält, wie aus den Figuren 32 und 33 zu ersehen ist, ein krummliniges Koordinatensystem, in dem die Längenzunahme des Muskels nach unten, die Spannungen nach rechts geschrieben sind. Mit dieser Einrichtung sollen nun die Dehnungserscheinungen am ruhenden und erregten Muskel untersucht werden.

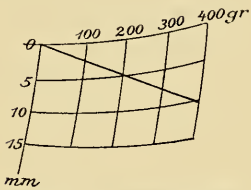


Fig. 32. Dehnung einer Spiralfeder im Muskelindikator Fig. 31.

Figur 32 zeigt zunächst die Dehnungskurve einer Spiralfeder, die annähernd eine gerade Linie ist. Beim Nachlassen der Spannung kehrt die Schreibspitze in ihrer Spur zurück. Im Gegensatze hierzu ist die Dehnungskurve des ruhenden Muskels, Fig. 33 unten, eine gekrümmte Linie, deren nach oben gerichtete Konkavität mit steigender Spannung abnimmt. Ferner fällt auf, daß die Entlastungskurve mit der Dehnungskurve nicht zusammenfällt, sondern tiefer liegt, so daß von beiden ein sichelförmiges Feld eingeschlossen wird.

Werden nun dem Muskel die Wechselströme eines Induktoriums zugeleitet, so tritt er in den erregten Zustand über, der sich äußert in einer Verkürzung und Verdickung desselben; der Hebel wird dabei hoch gehoben und stellt sich in eine neue Gleichgewichtslage ein. Wird nun wieder ein Zug an dem Muskel geübt, so schreibt die Spitze der Feder eine neue über der ersten liegenden Dehnungs- bezw. Entspannungskurve (vgl. Fig. 33 oben), die einen anderen Verlauf zeigen wie die entsprechenden Kurven des ruhenden Muskels. Vor allem leistet der erregte Muskel der Dehnung bei weitem nicht den Widerstand, wie der ruhende. Die Kurve der wachsenden Spannungen fällt daher sehr rasch ab. Dagegen zeigt die Entspannungskurve einen Verlauf, der den Kurven des ruhenden Muskels ähnlicher ist, nur höher liegt. Dabei entfernt sie sich sehr stark von der Dehnungskurve und kehrt nicht mehr in den Ausgangspunkt zurück, sondern endet 25 mm unter demselben in der Ordinate, die der Spannung Null entspricht.

Wie A. Fick gezeigt hat (Mechanische Arbeit und Wärmeentwicklung etc., Leipzig 1882, 41), ist das dreieckige Flächenstück, das von der eben erwähnten Null-Ordinate, von der Dehnungskurve RR′ des ruhenden Muskels und der Abszisse HR′ eingeschlossen wird, gleich der Arbeit, die von der Schwere an dem Muskel bei der Dehnung geleistet

wird, und ebenso das von der Entlastungskurve R′R und den erwähnten beiden anderen Linien eingeschlossene Dreieck gleich der Arbeit, die bei der Entspannung aus dem Muskel wieder gewonnen werden kann. Es stellt daher die Fläche des zwischen der Dehnungs- und Entlastungskurve

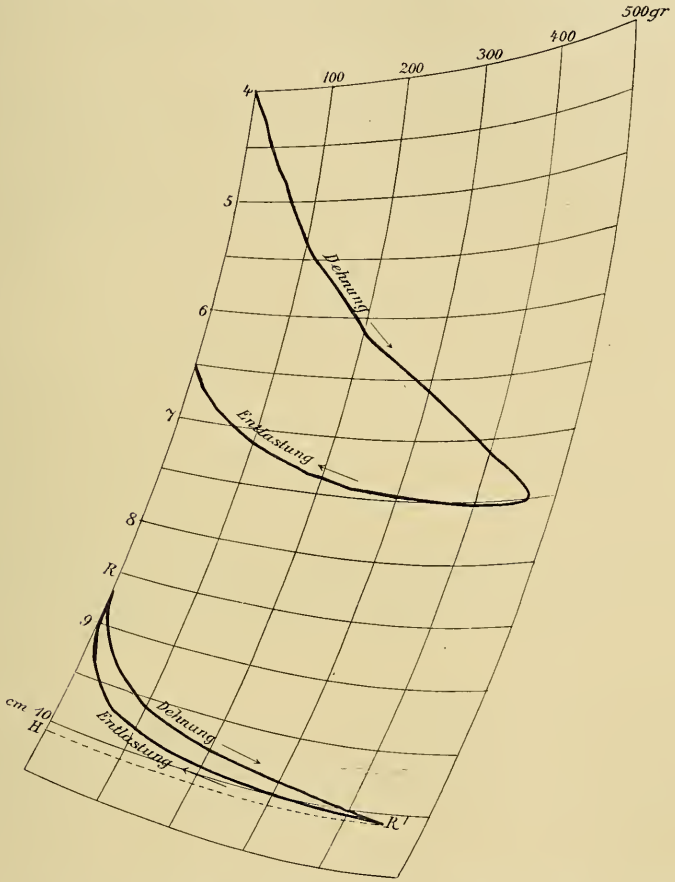


Fig. 33. Dehnung und Entlastung eines ruhenden Muskels (unten), und desselben Muskels im erregten Zustande (oben), geschrieben durch den Muskelindikator. Der ruhende Muskel (Doppel-Gracilis des Frosches) hat eine Länge von 8,7 cm, der erregte von 4 cm.

eingeschlossenen sichelförmigen Feldes die Arbeit dar, die nicht wieder gewonnen werden kann.

Da die Entlastungskurve des ruhenden Muskels zu dem Ausgangspunkt zurückkehrt, der Muskel somit durch den Versuch seine Eigenschaften nicht ändert, so kann die fragliche Arbeit wohl nur zur Über-

windung der inneren Reibung verbraucht worden sein, wobei sie in Wärme übergeführt wird. In der Tat findet, wie unten noch zu erwähnen sein wird, bei der Dehnung eine Erwärmung des Muskels statt. Der verhältnismäßig große Arbeitsverlust lehrt, daß die Bewegungen des Muskels sich mit einer durch die innere Reibung bedingten erheblichen Dämpfung vollziehen, die im Verein mit gewissen, später zu besprechenden nervösen Einrichtungen für die Stetigkeit und das richtige Ausmaß der Bewegungen von wesentlicher Bedeutung ist.

Noch größer als beim ruhenden Muskel ist die verlorene Dehnungsarbeit bei dem erregten; zugleich kehrt der Muskel bei der Entlastung nicht mehr in die Ausgangsstellung zurück, er ist nach dem Versuch deutlich länger. Es scheint somit der Zustand des erregten Muskels durch die Dehnung dauernd verändert zu werden, doch wäre es möglich, daß

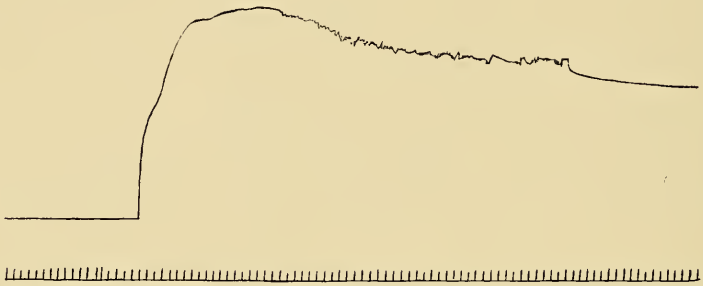


Fig. 34. Längenänderung eines Froschmuskels infolge andauernder Erregung durch Wechselströme. Unten Sekundenmarken.

der erregte Zustand des Muskels schon an sich nicht so gleichmäßig andauernd wäre wie der ruhende.

Zur Prüfung dieser Möglichkeit soll nunmehr der Muskel durch die Wechselströme eines Induktoriums in Erregung versetzt, seine Spannung aber nicht verändert werden. Um etwaige Änderungen im Erregungszustand zu erkennen, soll ferner der Muskel vermittelst eines Hebels seine Längenänderungen auf eine berußte Trommel schreiben, die von einem Uhrwerk mit konstanter Winkelgeschwindigkeit gedreht wird. Die Änderungen der Muskellänge sind dann zeitlich scharf bestimmbar, da gleichen Zeiten gleiche Bogenlängen auf dem Trommelumfang entsprechen.

Führt man den Versuch aus, so zeigt sich der Erregungszustand als ein sehr schwankender (vgl. Fig. 34). Abgesehen von den unruhig zitternden Bewegungen, die namentlich in der zweiten Hälfte der etwas über eine Minute dauernden Erregung auftreten, ist die Kurve durch einen beständigen Wechsel ihrer Höhe ausgezeichnet. Sie steigt anfänglich an, erreicht einen breiten, aber nirgends ebenen Gipfel und sinkt dann be-

ständig ab. Diese Änderungen der Kurvenhöhe sind teils physiologischer, teils physikalischer Natur. Das anfängliche Steigen und nachherige Sinken ist zweifellos physiologisch, denn es ist ausgeschlossen, daß etwa der Strom des Elements, der die primäre Spirale des Induktoriums durchfließt, sich derartig ändert. Das früh einsetzende und anhaltende Sinken der Kurve hat große Ähnlichkeit mit der Erscheinung, die von dem andauernd kontrahierten menschlichen Muskel als Ermüdung bekannt ist und soll daher auch hier als Ermüdung bezeichnet werden.

Dagegen können sehr wohl die kleineren Schwankungen, die um den Zug der Kurve herum stattfinden, von Ungleichheiten in den Amplituden der Wechselströme herrühren, und solche lassen sich tatsächlich durch jedes stromprüfende Instrument von genügender Empfindlichkeit (Telephon oder Kapillarelektrometer) nachweisen.

Die Beobachtung läßt vermuten, daß die durch den Wechselstrom gesetzte Erregung an sich nichts kontinuierliches ist, daß vielmehr jede Phase des Wechselstromes eine Einzelerregung setzt, aus deren Zusammenfließen die scheinbar andauernde Erregung entsteht. Die Richtigkeit dieser Folgerung läßt sich beweisen, wenn zur Erregung Wechselströme sehr niedriger Frequenz (etwa 10—20 in der Sekunde) benützt werden. Die Muskelkurve zeigt dann die gleiche Zahl von Oscillationen oder Einzelerregungen. Nach jeder derselben hat der Muskel das Bestreben, wieder in seine Ruhelage zurückzukehren und tut es auch, wenn ihm dazu Zeit gelassen wird. Es bedarf also stets erneuter Anstöße, wenn der Muskel längere Zeit in dem verkürzten Zustand verbleiben soll. Man bezeichnet den durch die Einzelerregung im Muskel eingeleiteten Vorgang als Zuckung, die durch Häufung der Einzelreize erzielbare dauernde Verkürzung als Tetanus.

Die Muskelzuckung. Die Erkenntnis, daß der Tetanus eine Zusammensetzung von Einzelerregungen oder Zuckungen darstellt, führt zu der Aufgabe, zunächst die letztere einer Untersuchung zu unterwerfen und erst hierauf zu sehen, wie sich der Tetanus unter verschiedenen Bedingungen gestaltet. Hierzu dient die soeben benützte Einrichtung mit der Änderung, daß man den Strom in der primären Spirale des Induktoriums nur einmal öffnet. Der Muskel verzeichnet seine Zuckung auf der berußten Trommel, der man aber, in Anbetracht der Raschheit, mit der der Vorgang sich abspielt, eine größere Umlaufsgeschwindigkeit erteilt, etwa 500 mm Bogenlänge in der Sekunde. Es empfiehlt sich ferner die Öffnung des primären Stromkreises nicht mit der Hand auszuführen, sondern durch die bewegte Schreibfläche selbst vornehmen zu lassen, indem sie mittelst eines Stiftes den passend angebrachten Kontakt aufwirft.

Figur 35 S. 224 zeigt die derart gewonnene Kurve einer einzelnen Zuckung. Die wagrechte Linie ist von dem ruhenden Muskel gezeichnet,

während bei einer späteren Umdrehung der Trommel die Erregung stattfindet und der Muskel eine rasch entstehende und unmittelbar darauf wieder vergehende Verkürzung ausführt. Der Moment des erregenden Induktionsvorganges wird durch die Bogenlinie zur linken angegeben, die gewonnen wird, indem man die Trommel ganz langsam an den zu öffnenden Kontakt heranführt. Die Kurve einer Stimmgabel von 100 Schwingungen in der Sekunde erlaubt die Dauer der einzelnen Kurventeile auszumessen.

Zunächst ist zu beachten, daß der elektrische Vorgang, der die Erregung hervorruft, so kurz ist, daß dessen Dauer gegenüber den hier in Betracht kommenden physiologischen Zeiten verschwindet. Der zeitliche Ablauf des Erregungsvorganges wird somit durch den erregenden Vorgang oder den Reiz nur eingeleitet und läuft nach inneren, dem Muskel eigentümlichen Gesetzen ab. Man muß annehmen, daß der Reiz eine chemische Änderung setzt, die dann andere in bestimmter Reihenfolge nach sich zieht. Diese Veränderungen führen nicht sofort zu einer sichtbaren

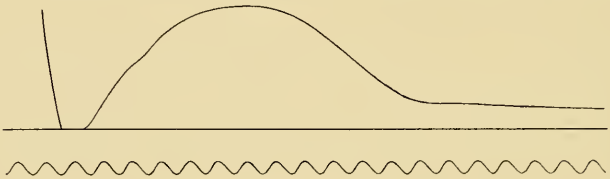


Fig. 35. Zuckung eines Gastrocnemius, darunter die Kurve einer Stimmgabel von 100 Schwingungen in der Sekunde. Der Moment der Erregung wird durch die steil auf der Abszisse stehende Bogenlinie links angezeigt.

Verkürzung des Muskels, sondern es vergeht eine meßbare Zeit, die als die Zeit der verborgenen Erregung oder Latenzzeit bezeichnet wird. Sie mißt in dem vorliegenden Beispiel etwa 0,009 Sek. Ihre Dauer ist in hohem Maße abhängig von den mechanischen Bedingungen, unter denen die Zuckung abläuft. Durch die Wahl kurzer und dicker, also wenig dehnbarer Muskeln und möglichst trägheitsfreier Schreibeinrichtungen kann die Latenzzeit auf 0,004 Sek. und weniger herabgedrückt werden (Gad, A. f. P. 1879, 250; Tigerstedt, Ebenda 1885, Suppl. S. 249). Es läßt sich daher nicht sagen, ob zwischen dem Moment der Erregung und dem Beginn der Verkürzung wirklich eine merkliche Zeit verstreicht bezw. wie lang sie ist. Sicher ist sie kürzer, als jeder experimentell gefundene Wert. (Man vgl. auch Bernstein, A. g. P. **67**, 1897, 207.)

Die Zuckungskurve zerfällt in einen Ast zunehmender Verkürzung, die Anstiegszeit und in einen Ast abnehmender Verkürzung, die Abstiegszeit. Die beiden Äste gehen unmittelbar ineinander über, es kommt in keinem Abschnitt der Zuckung zu einem dauernden Gleichgewichtszustand. Zwischen beiden Ästen liegt der höchste Punkt oder

Gipfel der Kurve, dessen Ordinate als Hubhöhe bezeichnet wird. Durch Multiplikation derselben mit dem Gewicht erhält man die Arbeit, die von dem zuckenden Muskel gegen die Schwerkraft geleistet wird. Bei der gebräuchlichen Anordnung geht diese Arbeit sofort wieder verloren, da das Gewicht im absteigenden Kurvenast wieder fällt, den Muskel dehnt und erwärmt. Der von Fick konstruierte Arbeitssammler gestattet dagegen, die Arbeit aufzuspeichern, indem der Muskel an einer Welle mit Sperreinrichtung angreift, so daß er bei seiner Verkürzung das Schwungrad mitnimmt, dagegen bei seiner Erschlaffung leer zurückgeht. Vgl. Fig. 36.

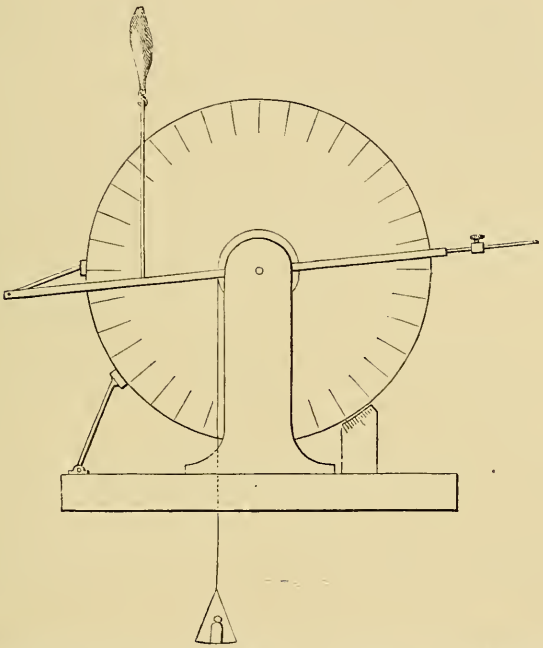


Fig. 36. Der Arbeitssammler von A. Fick, Unters. aus d. Zürcher Laboratorium, Wien 1869, S. 4.

Die Zuckungskurve wird gewöhnlich als Ausdruck der Längenänderung des Muskels betrachtet. Doch ist diese Auffassung nur dann berechtigt, wenn der in Drehung gesetzte Hebel samt dem spannenden Gewicht der Bewegung des Muskels stets zu folgen im stande ist, was in den seltensten Fällen zutrifft. Im allgemeinen hat der Hebel das Bestreben, seine augenblickliche Winkelgeschwindigkeit beizubehalten. Eine Änderung derselben wird um so langsamer erfolgen, je größer das Trägheitsmoment des Hebels ist und je kleiner die Resultante der jeweils ein-

wirkenden Drehungsmomente. Ein völlig äquilibrierter Hebel wird, von dem Muskel in Drehung versetzt, sich sehr bald von demselben lösen und die Drehung fortsetzen, bis seine lebendige Kraft durch die Reibung aufgezehrt ist. Die dabei geschriebene Kurve hat mit der Verkürzungskurve des Muskels nur im Anfang ein sehr kleines Stück gemein. Eine weitere Folge solcher Anordnung ist, daß der Muskel nur während eines kleinen Teils der Zuckung in Spannung gerät, nämlich nur so lange, als er das System beschleunigt. Sobald sich letzteres vom Muskel getrennt hat, kehrt er unbelastet in die Ruhelage zurück.

Die isotonische, isometrische und auxotonische Muskelzuckung. Stellt man die Aufgabe, die Verkürzung des Muskels möglichst unverfälscht zur Aufschreibung zu bringen, so wird man sich eines Hebels bedienen müssen, der ein tunlichst geringes Trägheitsmoment besitzt, andrerseits aber beim Nachlassen der Muskelkraft durch ein möglichst großes Drehungsmoment in seine Ausgangslage zurückgeführt wird. Werden diese von Fick zuerst aufgestellten Forderungen erfüllt, so verzeichnet der Hebel eine Zuckungskurve, die als Ausdruck der reinen Muskelverkürzung ohne erhebliche Spannungsänderung betrachtet werden darf und daher von Fick als isotonische Kurve bezeichnet worden ist (A. g. P. 4, 1871, 301; Mechanische Arbeit etc., Leipz. 1882, S. 112). Ist dagegen der Hebel zu träge bezw. sind die resultierenden Drehungsmomente zu klein, um die Zeichnung isotonischer Kurven zu gestatten, so wird der Hebel Bewegungen ausführen, die als Schleuder- oder Wurfzuckungen bezeichnet werden.

Übrigens läßt sich aus der gezeichneten Kurve direkt erfahren, welche Spannungen im Verlaufe der Zuckung gewirkt haben. Ein Hebel, der sich mit konstanter Winkelgeschwindigkeit dreht, auf den also keine Drehungsmomente einwirken, wird auf der Trommel eine Bogenlinie verzeichnen, die für kurze Strecken, namentlich bei rasch gehender Trommel, von einer Geraden nicht zu unterscheiden ist. Sobald aber Kräfte einwirken, wird sich die Kurve in der einen oder anderen Richtung von der Geraden entfernen und nach der Seite konkav werden, nach welcher die resultierende Kraft gerichtet ist. Die Zuckungskurve umfaßt nun mindestens drei abwechselnd nach oben und unten konkave Stücke, von welchen das mittlere, den Zuckungsgipfel einschließende, das größte ist. Dasselbe ist nach unten konkav, woraus folgt, daß die beiden stets auf den Hebel wirkenden Kräfte, Muskelspannung und Schwere, sich zu einer nach unten gerichteten Resultierenden zusammensetzen, die Schwere also etwas größer ist als die Muskelspannung. Dagegen ist die Kurve in einem kurzen Anfangsstück und wiederum am Ende konkav nach oben; hier überwiegt demnach die Muskelspannung. Gleichgewicht der Kräfte existiert nur dort, wo diese entgegengesetzt gekrümmten Stücke zusammenstoßen

und die Kurve weder nach oben noch nach unten gekrümmt ist. Diese Punkte der Kurve werden als erster und zweiter Wendepunkt bezeichnet.

Man erhält nun in der Regel Muskelkurven, die mehr als zwei Wendepunkte oder mehr als drei entgegengesetzt gekrümmte Stücke enthalten, namentlich kommen nach Ablauf der eigentlichen Muskelkurve Schwingungen des Hebels um seine Gleichgewichtslage häufig zur Beobachtung. Es läßt sich indessen zeigen, daß diese Nachschwingungen, sowie die überzähligen Wendepunkte der Kurve um so mehr verschwinden, je besser das schreibende System den oben für das isotonische Verfahren aufgestellten Bedingungen entspricht. Außerdem muß dafür gesorgt werden, daß der Schreibhebel sich nicht durchbiegt und elastische Schwingungen um seine Längsachse ausführt, die namentlich im Anfangsstück der Zuckung leicht auftreten. Eine Muskelkurve, die den Anforderungen der Isotonie möglichst gerecht wird, läßt sich daher daran erkennen, daß sie nur aus drei entgegengesetzt gekrümmten Stücken besteht, die durch zwei Wendepunkte voneinander geschieden sind. Ferner ist die Rückkehr des Muskels in seine Gleichgewichtslage am Ende der isotonischen Zuckung selten eine sofortige, die Kurve nähert sich derselben vielmehr asymptotisch. Hierbei ist natürlich vorausgesetzt, daß keine Verzögerung durch Reibung stattfindet.

Die Muskelkurve gibt indessen nicht nur Auskunft über die Richtung der resultierenden Kraft, sie kann auch dazu verhelfen, ihre Größe zu bestimmen (vgl. Santesson, Sk. A. **4**, 1893, 135, Clopatt, Ebenda **10**, 1900, 249, Hällstén, Ebenda **12**, 1902, 129 und 341). Mißt man eine große Zahl von Ordinaten der Kurve, z. B. eine für jede Tausendstel-Sekunde, so gibt die Differenz benachbarter Ordinaten die Geschwindigkeit der Verkürzung in dem betrachteten Zeitabschnitte. Trägt man die gefundenen Geschwindigkeitswerte in ein Koordinatensystem ein, so erhält man die Geschwindigkeitskurve, aus der sich durch Wiederholung des Verfahrens die Kurve der Beschleunigungen finden läßt. Dividiert man die gefundenen linearen Beschleunigungen durch die Länge des Schreibhebels, so ergeben sich die Winkelbeschleunigungen, welche den jeweiligen Drehungsmomenten proportional sind. Um ihre Größe in absolutem Maße zu erfahren, braucht man nur die Winkelbeschleunigung zu multiplizieren mit dem Trägheitsmoment des Systems, das als eine Konstante desselben auf verschiedene Weise ermittelt werden kann. (Vgl. Kohlrausch, Lehrb. der prakt. Physik, Leipzig 1901, S. 108; v. Frey, Arch. f. P. 1893, 487.)

Weniger genau aber viel einfacher und anschaulicher ist es, die während einer Zuckung auftretenden Spannungen durch den Spannungszeiger zu ermitteln, eine Einrichtung, die zuerst von Fick benutzt (A. g. P. **4**, 1871, 301) und später von Blix verbessert worden ist (Skand.

Arch. **3**, 1892, 303). Der Muskel wird dazu mit seinem oberen Ende nicht an einem unverrückbaren Träger befestigt, sondern an einem kurzen Stahlstreifen, der von dem gespannten Muskel durchgebogen wird und seine Deformation stark vergrößert auf der Schreibfläche verzeichnet. Man erhält so oberhalb der Verkürzungskurve eine mit abwärts gerichteten Ordinaten gezeichnete Spannungskurve, welche erkennen läßt, welche Spannungen der Muskel während seiner Arbeit an dem drehbaren Hebel durchlaufen hat.

Figur 37 zeigt eine derartige Einrichtung in schematischer Darstellung.. Sp ist der Spannungszeiger, dessen kurzer Stahlstreifen f in den festen Winkel W eingelassen ist; er wird durch die Spannungen des

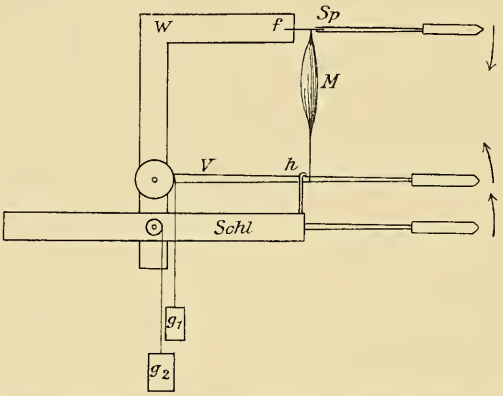


Fig. 37. Einrichtung zur Aufzeichnung von Spannungs-, Verkürzungs- und Schleuderzuckungen nach A. Fick. Sp ist der Spannungszeiger, f dessen federnder Stahlstreifen, V der Verkürzungs-, Schl der Schleuderhebel, M der Muskel.

Muskels deformiert, die Durchbiegungen sind aber so gering, daß das obere Muskelende praktisch als unbeweglich betrachtet werden kann. In den senkrechten Schenkel des Winkels W sind die Achsen der beiden Hebel V (Verkürzungshebel) und Schl (Schleuderhebel) eingelassen, von welchem V ein möglichst geringes Trägheitsmoment besitzt, Schl dagegen ein sehr großes. Durch das Häkchen h wird der Schleuderhebel an den Verkürzungshebel gehängt, kann aber jederzeit abgelöst werden. Durch die Gewichte G_1 und G_2 wird der Muskel gespannt bezw. das geschleuderte träge System wieder in die Ausgangslage zurückgeführt. Die Ausführung des Apparates unterscheidet sich von der schematischen Zeichnung dadurch, daß die Achsen der beiden Hebel V und Schl nicht über-, sondern nebeneinander angebracht sind, die eine also die Verlängerung der anderen bildet. Selbstverständlich ist dafür gesorgt, daß die beiden Hebel bei gelöstem Häkchen h sich ganz frei und unabhängig voneinander drehen können.

Der Apparat liefert drei Arten von Zuckungskurven, die in Figur 38 mit Sp, V bezw. Schl bezeichnet sind. V ist die Verkürzungskurve, geschrieben bei einer Muskelspannung von 3,5 gr. V_1 eine ebensolche mit der Spannung 15,5 gr. Hierauf wurde das Zusatzgewicht von dem Hebel V, Fig. 37, gelöst, an den äquilibrierten Schleuderhebel Schl gehängt und letzterer durch das Häkchen h mit dem Verkürzungshebel verknüpft. Die Spannung des Muskels war unter diesen Umständen dieselbe wie früher, nämlich 15,5 gr. Bei der nun folgenden Zuckung zeichnen beide Hebel, doch ist Vorsorge getroffen, daß die Kurve des Schleuderhebels um etwa

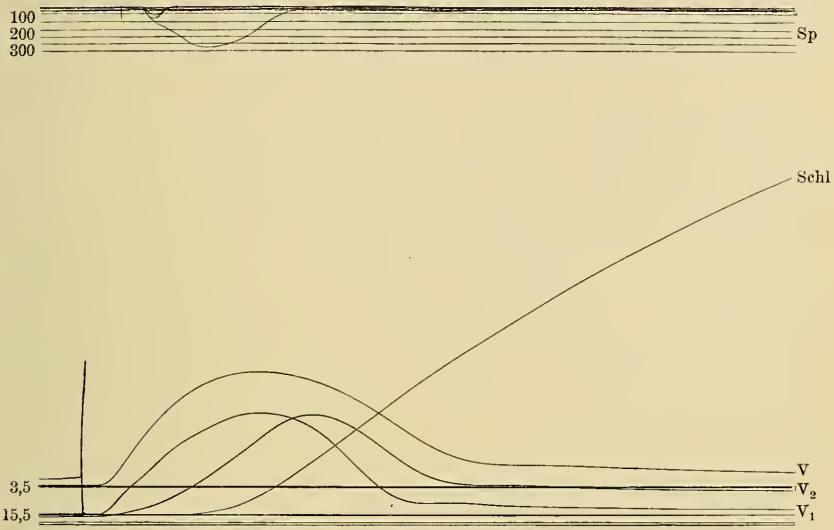


Fig. 38. Sp Spannungskurven (isometrische), Schl Schleuderkurve, V, V_1, V_2 Verkürzungskurven (isotonische) desselben Muskels, geschrieben mit der in Fig. 37 abgebildeten Einrichtung. Die Zahlen links von der Figur bedeuten Spannungen in gr.

11 mm nach rechts verschoben ist, um Verwirrung zu vermeiden. Die Kurve V_2 des Verkürzungshebels zeigt infolge der Trägheit des angehängten Schleuderhebels einen verzögerten Anstieg und einen verspäteten Zuckungsgipfel; sie senkt sich nach Überschreitung des Zuckungsgipfels gegen die Ruhelinie des Muskels von 3,5 gr Spannung, da sich das Zusatzgewicht mit dem Schleuderhebel entfernt hat. Letzterer schreibt eine Kurve, die nur im Anfang mit der Verkürzungskurve zusammengeht, dann sich aber von derselben völlig ablöst und bis zu einer Höhe von 6,5 cm über die Grundlinie emporsteigt. Endlich wurde durch eine geeignete Vorrichtung der untere Endpunkt des Muskels unverrückbar befestigt und eine vierte Zuckung eingeleitet, die sich nur in einer Verbiegung des Spannungszeigers

äußert, wobei die Kurve Sp erkennen läßt, daß die Spannung bis 275 gr ansteigt.

Fick, der diese drei Formen von Muskelzuckungen zuerst unterschieden und dargestellt hat, nennt die Spannungskurve, die mit ganz unbedeutender Verkürzung des Muskels einhergeht, die isometrische. Sie bildet den Gegensatz zur isotonischen Verkürzungskurve, die mit sehr geringer Spannungsänderung verläuft (Mechan. Arbeit etc., Leipzig 1882, 131). Die Schleuder- oder Schwungkurve, bei der die Spannung infolge des Widerstandes, den die trägen Massen der Verkürzung entgegensetzen, anfänglich wächst (nach den Angaben des Spannungszeigers in obigem Beispiel bis etwa 80 gr), ist als auxotonische bezeichnet worden. (Santesson, Skand. A. **3**, 1892, 381).

So ausgeklügelt und künstlich die vorstehend beschriebenen Vorrichtungen erscheinen mögen, so sind doch alle diese Fälle auch bei dem natürlichen Gebrauch der Muskeln verwirklicht. Teils wird derselbe Muskel je nach Umständen in verschiedener Weise gebraucht, teils sind einzelne Muskeln einem bestimmten Arbeitsverfahren besonders angepaßt. So sind die langen Augenmuskeln, die Muskeln der Zunge, letztere namentlich bei gewissen insektenfressenden Tieren vorwiegend auf Verkürzung angepaßt und stellen sich anatomisch dar als parallelfaserige Muskeln von geringem Querschnitt und oft beträchtlicher Länge. Andere Muskeln, die schwere Skelettteile zu bewegen haben, sind vorwiegend zur Erzeugung von Spannungen befähigt. Die meisten derselben haben relativ kurze Fasern und einen gefiederten Bau d. h. die Fasern setzen sich schräg und mit breitem Ansatz an die Knochen oder Sehnen. Es sind dies Einrichtungen, durch die die Faserzahl und damit die Kraftentwickelung im Muskel auf Kosten der Verkürzung vergrößert wird.

Der Bau des menschlichen Bewegungsapparates ist so beschaffen, daß die Hebelarme der Muskelkräfte in bezug auf die betrachtete Drehungsachse in der Regel kleiner sind als der Hebelarm der Schwere; die Trägheitsmomente der menschlichen Gliederteile sind sehr groß (vgl. Braune und Fischer, Leipz. Abh. **18**, 1892, 409). Die Verkürzung der Muskeln begegnet daher im Beginn erheblichen Widerständen und es kommt wie bei der Schleuderzuckung zu starker anfänglicher Spannungsentwicklung. Die Erfahrung zeigt, daß der menschliche und tierische Bewegungsapparat zum Werfen oder Schleudern der eigenen oder fremder Massen sehr befähigt ist. Wenn andrerseits eine große Zahl von Bewegungen ohne merkliche Schleuderung ausgeführt wird, so liegt das teils in der feinen Abstufung der Erregungsstärke, teils in eigentümlichen Hemmungseinrichtungen, auf die erst weiter unten eingegangen werden kann (s. Teil 12).

Größte Kraft, größte Arbeitsleistung und Reservekraft des Muskels. Das isometrische Verfahren läßt sich benutzen, um

die höchsten Spannungen zu bestimmen, die der zuckende Muskel erreichen kann. Der Federstreif des Spannungszeigers muß dazu sehr steif und der Muskel schon in der Ruhe stark gespannt sein. Dividiert man die maximale Spannung durch den Querschnitt des Muskels, so erhält man die größte oder absolute Kraft des Muskels. Als Querschnitt sollte womöglich nicht der anatomische, sondern der physiologische Querschnitt genommen werden, d. h. die Summe der Querschnitte der einzelnen Muskelfasern. Derselbe ist allerdings bei kompliziert gebauten Muskeln sehr schwer zu bestimmen. Unter Zugrundelegung des anatomischen Querschnittes erhält man für den Gastrocnemius des Frosches Werte zwischen 2 und 3 kgr/cm². Zu ähnlichen Werten führt das Überlastungsverfahren (S. 234). Für den menschlichen Gastrocnemius werden nach letzterem Verfahren Werte bis 10 kgr/cm² angegeben. (Hermann, Handb. der Physiologie. Bd. I, 1879, 64, A. Fick, A. g. P. **41**, 1887, 182.)

Der in Figur 38 dargestellte Versuch hat gezeigt, daß von den drei verschiedenen Zuckungsarten, die bei stets gleicher Ausgangslänge und durch den gleichen Reiz ausgelöst wurden, die isotonische Kurve sich durch die stärkste Verkürzung, die isometrische durch die größte Spannung auszeichnet, während die Schleuderkurve in bezug auf die genannten Eigenschaften zwischen beiden in der Mitte steht. Dafür übertrifft sie aber die beiden anderen in bezug auf eine dritte Eigenschaft, nämlich in der Arbeitsleistung. Während in den isotonischen Zuckungen von 3,5 gr bezw. 15,5 gr Spannung Arbeiten von 4,0 und 15,6 gr cm geleistet wurden, hebt der träge Schleuderhebel bei seiner ausgiebigen in Figur 38 nur teilweise verzeichneten Drehung 250 gr um 0,24 cm empor, verrichtet also eine Arbeit von 60 gr cm oder fast das vierfache der isotonischen Zuckung von gleicher Anfangsspannung. Man kann also sagen, daß ein gewisser, der Kraft des Muskels angepaßter mittlerer Wert des Trägheitsmomentes für die Arbeitsleistung am günstigsten ist. Wächst das Trägheitsmoment, so nimmt die Leistung ab, um bei sehr großem Trägheitsmoment praktisch gleich Null zu werden, da ja dann der Muskel sich kaum noch merklich verkürzen kann. Wird andererseits das Trägheitsmoment kleiner als der oben gedachte mittlere Wert, so tritt ebenfalls Abnahme der Arbeit ein, bis sie bei sehr kleinem Trägheitsmoment den Wert der isotonischen Arbeitsleistung erreicht.

Die vergrößerte Arbeitsleistung der Schleuderzuckungen ist aus der anfänglichen Zurückhaltung und Streckung des erregten Muskels wohl verständlich. Es liegt nahe zu vermuten, daß die dabei auftretenden (in Fig. 38 durch den Spannungszeiger registrierten) Spannungen sich für jeden Moment des Zuckungsablaufes eindeutig ergeben aus der jeweiligen Länge des Muskels. Sowie bei dem ruhenden Muskel die Spannung durch die Länge eindeutig bestimmt ist (von der elastischen Nachwirkung wird

hier abgesehen), so wird man vorauszusetzen geneigt sein, daß auch für den erregten Muskel eine solche Beziehung

$$\text{Spannung} = F\ (\text{Länge})$$

existiert, wobei freilich die Form der Funktion F in jedem Augenblick der Zuckung eine andere sein müßte.

Die Beziehungen zwischen Spannung und Länge lassen sich nun experimentell darstellen, indem man von einem Muskel eine Schar isotonischer Kurven verschiedener Spannung schreiben läßt, wie dies in Fig. 39 geschehen ist, die in ihrer unteren Häfte 15 Verkürzungskurven mit den

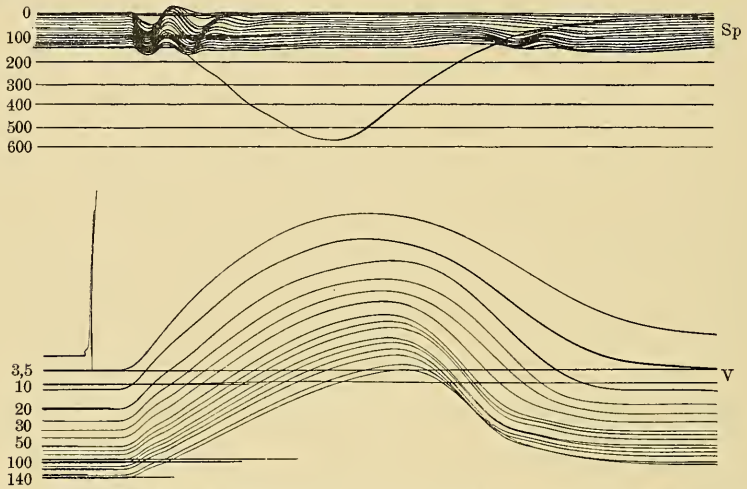


Fig. 39. Der Muskel schreibt zunächst gleichzeitig mit Verkürzungs- und Spannungshebel eine Schar von Zuckungen bei Spannungen, die von 3,5 bis 140 gr wachsen. Die Spannung bleibt, wie die Schar der Sp-Kurven erkennen läßt, während einer Zuckung merklich konstant, die V-Kurven können daher als isotonische gelten. Der Muskel wird dann in der Ruhelage von 3,5 gr festgehalten und schreibt die fast bis 600 gr herabgehende isometrische Zuckung. Die Zahlen auf der linken Seite bedeuten Spannungen in gr.

Spannungen $3^1/_2$, 10, 20 u. s. f. bis 140 gr enthält. Jede durch diese Kurvenschar hindurchgezogene Vertikale gibt für den entsprechenden Zeitmoment die Längen des Muskels für die verschiedenen Spannungen; jede Horizontale läßt an den Durchschnittspunkten mit der Kurvenschar die Spannungen ablesen, die der Muskel bei unveränderter Länge während der Erregungsdauer durchlaufen sollte. Würde z. B. der Muskel in einer Ruhelänge entsprechend 3,5 gr Spannung festgehalten, so wäre — immer die Gültigkeit der obigen Annahme vorausgesetzt — zu erwarten, daß infolge einer Erregung die Spannung bis 140 gr steigen und dann wieder sinken würde. Die unter diesen Umständen wirklich durchlaufenen Spannungen sind aus Fig. 39, obere Hälfte, abzulesen. Das unterefe stgehaltene

Ende des Muskels schreibt die erwähnte Horizontale, während gleichzeitig das obere Ende den Spannungszeiger herabdrückt und dadurch die jeweiligen Spannungen erkennen läßt. Aus dem Wege, den die isometrische Kurve durch die Eichungslinien des Spannungszeigers zurücklegt, ergibt sich, daß die Spannung des festgehaltenen Muskels bis 570 gr gestiegen ist, d. h. auf das Vierfache des Wertes, der aus der isotonischen Kurvenschar abgeleitet worden war.

Man kann das Ergebnis in folgender Weise ausdrücken. Einer bestimmten Länge des Muskels entspricht im Momente t nach Eintritt des Reizes die Spannung 140 gr, wenn der Muskel die gegebene Länge von größeren Längen ausgehend und dem Verlauf der isotonischen Kurve folgend erreicht. Hat dagegen der Muskel die fragliche Länge von Anfang an eingenommen, so entspricht ihr im Momente t die Spannung 570 gr. Man sieht, daß die Spannung des erregten Muskels nicht nur Funktion der Zeit t und der Länge l ist, sondern auch der Längenänderung in der Zeit oder in Zeichen

$$\text{Spannung} = f\left(t, l, \frac{dl}{dt}\right).$$

Was hier für die vollständig gehemmte oder isometrische Zuckung nachgewiesen ist, gilt ebenso für die Schleuderzuckung, denn Fick fand die wirkliche Arbeitsleistung derselben in der Regel größer als die auf Grund der erwarteten Spannungsänderungen berechnete (vgl. Mechan. Arbeit etc. S. 120).

Die hier aufgedeckte Eigenschaft des Muskels ist von großer ökonomischer Bedeutung. Da die Zuckung dem Reize nachhinkt, so ist die richtige Dosierung der Reizstärke durch das Nervensystem nur bei vorher geübten, in bezug auf den nötigen Arbeitsaufwand bekannten Bewegungen möglich. Durch die hier betrachtete Eigenschaft des Muskels ist eine Korrektur der Reizstärke möglich, wenn sich die Widerstände während des Erregungsablaufes größer oder geringer gestalten, als zu erwarten war. Damit ist sowohl das Versagen, wie die unnötige Beanspruchung des Muskels vermieden. Besonders wichtig ist diese Fähigkeit beim Herzen, wo der Reiz entfernt von der linken Kammer, dem Orte der maximalen Beanspruchung, entsteht und die Widerstände sehr großem Wechsel unterliegen. Das Verhalten des Herzmuskels unter solchen Umständen ist ein so auffälliges, daß ihm eine besondere Reservekraft zugeschrieben worden ist (J. Cohnheim, Allgem. Pathologie, 2. Aufl. I, 40; Krehl, Pathologische Physiologie. Leipzig 1898. S. 6 ff.).

Unterstützung, Summation und Tetanus. Die merkwürdige Fähigkeit des Muskels, seinen Erregungszustand in jedem Augenblicke den obwaltenden mechanischen Bedingungen anzupassen, äußert sich noch in einer anderen Erscheinung, die sich aus dem Vergleich der

isotonischen Kurvenschar mit der isometrischen Zuckung voraussagen läßt. In Fig. 39 erreicht der auf einer bestimmten Länge festgehaltene, also isometrisch zuckende Muskel die Spannung 140 gr schon bald nach dem Zuckungsbeginn, der isotonisch zuckende dieselbe Länge und Spannung erst auf dem Kurvengipfel. Hätte man den ruhenden Muskel mit 3,5 gr gespannt, ihn dann in dieser Länge nicht festgehalten, wohl aber so unterstützt, daß ein Zusatzgewicht von 136,5 gr ihn nicht weiter zu strecken vermag, so würde der Muskel ebenso bald wie der isometrisch zuckende die Spannung von 140 gr erreichen und dann das Gewicht emporheben.

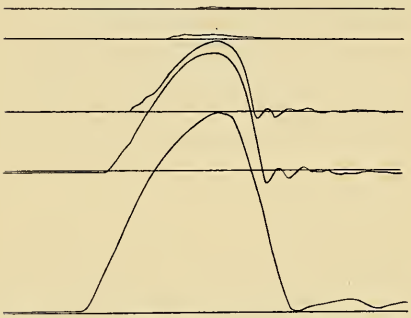


Fig. 40. Zuckungen eines Muskels mit Hebung eines Gewichtes von 12 gr, das bei Aufzeichnung der untersten Kurve frei an ihm hängt, bei den folgenden Kurven immer höher unterstützt wird. Die horizontalen Linien geben die Höhe der Unterstützung an.

Es lassen sich also unter solchen Umständen für eine gegebene Spannung stärkere Verkürzungen des Muskels erzielen als bei freier Belastung. Die Richtigkeit dieser Ableitung wird durch Fig. 40 bewiesen, in der eine Last von 12 gr erst frei, dann von verschieden hohen Unterstützungen aus gehoben wird. Man sieht, daß unter diesen Versuchsbedingungen der Muskel viel stärkere Verkürzungen erreicht als bei freier Belastung. Bei dieser Form des Versuchs erscheint die Spannung als unabhängige, die Länge als abhängige Variable und es zeigt sich wieder, daß sie nicht nur von der Spannung des betrachteten Momentes, sondern auch von den vorhergegangenen Spannungen oder der Spannungsänderung abhängig ist. v. Kries hat das von ihm entdeckte Verhalten ausgedrückt durch den Satz, daß der Muskel um so höhere Zuckungsgipfel erreicht, je weniger Arbeit er während der Zuckung leistet, A. f. P. 1880, 367. Die Bedeutung der Spannungsänderung für das betrachtete Ergebnis zeigt sich auch darin, daß die Unterstützung für die Verkürzungsgröße ohne merkliche Wirkung bleibt, wenn der Muskel mit minimaler Last arbeitet, v. Frey, A. f. P. 1887, 195.

Das Unterstützungsverfahren ist technisch identisch mit dem Überlastungsverfahren, nur die Auffassung ist eine verschiedene. Geht die Betrachtung aus von dem geringen frei an den Muskel gehängten Gewicht, so ist das Zusatzgewicht, dessen Spannung der Muskel erst im Verlauf der Zuckung erreicht, die „Überlastung“. Faßt man dagegen das Gewicht ins Auge, mit dem der Muskel schließlich in die Verkürzung eintritt, so wird ihm anfänglich durch die „Unterstützung“ ein größerer oder geringerer Teil desselben abgenommen.

Die hohen Verkürzungsbeträge, die der Muskel bei unterstützter Last erreicht, sind von besonderem Interesse, weil sie auch für den Fall gelten, daß dem Muskel die Arbeit nicht durch fremde Leistung, sondern durch eigene vorgängige Tätigkeit erspart wird. Läßt man z. B. auf dem Gipfel einer Zuckungskurve einen zweiten Reiz einfallen, so kommt der Rest der ersten Zuckung nicht zur Ausführung, er wird anscheinend unterdrückt und an seine Stelle tritt die der zweiten Reizung entsprechende Zuckung, welche ungefähr um soviel über das Niveau der ersten hinausgeht, als einer unterstützten Zuckung gleicher Ausgangslage entsprechen würde. Die Übereinstimmung ist eine ungefähre, weil, wie die genauere Untersuchung lehrt, der Rest der ersten Zuckung doch nicht ganz spurlos verschwindet, sondern mit der nachfolgenden in eigentümlicher Weise interferiert. v. Frey, A. f. P. 1888, 213. Fig. 41 zeigt drei fast gleich hohe, bei aufeinanderfolgenden Trommelumläufen gezeichnete einfache Zuckungen,

Fig. 41. Der Muskel schreibt bei drei aufeinanderfolgenden Umläufen der Schreibtrommel je eine einfache Zuckung. Die 3 fast gleich hohen Zuckungen fallen nicht übereinander, sondern sind hintereinander aufgereiht, weil der Reiz jedesmal an einem anderen Punkte des Trommelumfanges einfällt. Die 3 Reizmomente sind an den 3 aufrecht stehenden Bogenlinien kenntlich. Beim vierten Umlauf der Trommel folgen sich die Reize 1 und 2 in 0,03 sec Abstand, beim fünften Umlauf alle 3 Reize in den Abständen 0,03 sec und 0,024 sec.

die gegeneinander um kleine Zeitabschnitte verschoben sind. Bei dem vierten Umlauf wurden zwei, bei dem fünften Umlauf alle drei Zuckungen unmittelbar hintereinander ausgelöst, woraus zwei- und dreistufige Kurven resultieren mit wesentlich höheren Zuckungsgipfeln. Der Vorgang ist als Summation der Zuckungen bekannt. Sie bildet den wesentlichen Grund der bekannten Erscheinung, daß sich der Muskel im Tetanus im allgemeinen stärker verkürzt als bei der Einzelzuckung.

Läßt man nicht zwei oder drei, sondern eine längere Reihe von Reizen in genügend kleinem Zeitabstand aufeinander folgen, so führt der Muskel entsprechend höhere Verkürzungen aus, bis auch hier wie bei den Unterstützungszuckungen ein nicht überschreitbarer Grenzwert erreicht wird. Es ist daher ganz verständlich, daß, wie Bohr gefunden hat (A. f. P. 1882, 233) die Höhe, welcher die tetanische Kurve asymptotisch zustrebt, zwar von der Reizstärke, nicht dagegen von der Reizfrequenz abhängt. Letztere hat nur insofern für den Verlauf der Kurve eine Bedeutung, als bei

großer Frequenz die Kurve sich rascher dem Grenzwert nähert. Vergleicht man, statt die Asymptoten der Kurven zu bestimmen, die zeitlich korrespondierenden Ordinaten zweier tetanischer Kurven von verschiedener Reizfrequenz direkt miteinander, so wird man die Ordinate der Kurve von größerer Frequenz stets höher finden als die zeitlich entsprechenden Ordinate der Kurve niedriger Frequenz. Es können daher aus der Vergleichung beliebiger Ordinaten tetanischer Kurven nur sehr unsichere Schlüsse gezogen werden, um so mehr, als deren Höhe außer von Reizstärke und Frequenz auch noch von einer Anzahl weiterer Einflüsse bestimmt wird, die mit der Zeit sich ändern. Diese Einflüsse müssen daher ausgeschaltet oder korrigiert werden, wenn mit Erfolg versucht werden soll, den Einfluß einzelner Variablen zu diskutieren. Als solche den Verlauf der tetanischen Kurve mitbestimmende Modifikationen des Verkürzungsvorganges sind bisher bekannt bezw. mit besonderen Namen bezeichnet: die Kontraktur, die Treppe, die Ermüdung und ihr Gegenstück, die Erholung, und endlich eine Erscheinung, die als Einstellung auf die Reizfrequenz bezeichnet werden kann. Da diese Modifikationen nicht nur bei tetanischer Verkürzung, sondern auch an Zuckungsreihen beobachtet werden können, so sollen ihre wesentlichen Merkmale an der Hand solcher beschrieben werden. Es handelt sich um Erscheinungen, die als Veränderung einer Zuckung durch eine oder mehrere vorausgegangene definiert werden können. Die Größe dieser Veränderungen ist eine Funktion des Reizintervalls und der Anzahl vorausgegangener Zuckungen.

1. Kontraktur. Der Muskel erschlafft am Ende der Zuckung nicht vollständig, sondern stellt sich auf eine geringere Ruhelänge ein, die unter Umständen sehr lange festgehalten wird. Die Erscheinung ist namentlich nach tetanischen Reizungen oft sehr auffällig; man vgl. das Ende der Fig. 34, S. 222. Die stärkste Ausbildung zeigt sie am veratrinisierten Muskel. Vgl. Fick und Böhm, in Fick, Myotherm. Unters., Wiesb. 1889, S. 75. Wahrscheinlich werden verschiedene, jetzt noch nicht sicher trennbare Vorgänge unter dem einen Namen zusammengefaßt.

2. Treppe. Fig. 42 zeigt eine Zuckungsreihe, die durch maximale, in Pausen von einer Sekunde folgende Reize ausgelöst worden ist. Die Hubhöhe nimmt trotz unveränderter Reizstärke anfangs zu. Unterbricht man die Reihe und beginnt nach kurzer Pause eine neue, so ist die erste Zuckung der neuen Reihe niedriger als die letzte Zuckung der vorausgegangenen Reihe. Man kann von einer Einübung des Muskels oder von der Wegräumung von Reibungshindernissen im Innern des Muskels sprechen, ohne damit mehr als Analogieen aufgestellt zu haben.

3. Die Zuckungen der in Fig. 42 abgebildeten Reihe erreichen nach etwa 200 Reizen ihre größte Höhe, worauf sie anfangs langsam, später rascher an Höhe abnehmen: Ermüdung des Muskels. Unterbricht man im Stadium der Ermüdung die Reizfolge, um sie nach einiger Zeit wieder

aufzunehmen, so sind die ersten Zuckungen der neuen Reihe höher als die letzten der vorausgegangenen: Erholung des Muskels.

4. In jenem mittleren Abschnitt der Zuckungsreihe, in welchem weder die Treppe noch die Ermüdung deutlich ausgesprochen sind, in dem der Muskel also annähernd gleichbleibende Hebungen vollzieht, führt jede Änderung der Reizfrequenz bei gleichbleibender Reizstärke zu einer Änderung der Zuckungshöhe derart, daß Verkleinerung der Frequenz im allgemeinen zu einer Vergrößerung des Hubes führt und umgekehrt. Man kann von einer Einstellung der Hubhöhe auf die Reizfrequenz sprechen. Die Erscheinung ist zuerst von Gaskell (J. of P. **4**, 1883, 89) am Froschherzen beobachtet worden. Vgl. v. Frey, A. f. P. 1887, 199; F. B. Hofmann, A. g. P. **72**, 1898, 424.

Man wird die beschriebenen Erscheinungen auffassen müssen als den Ausdruck chemischer Änderungen, die von den vorausgegangenen Zuckungen im Muskel zurückbleiben und die nachfolgenden modifizieren. Am naheliegendsten ist diese Deutung bei den als Ermüdung und Erholung bezeichneten Vorgängen, deren Beziehung zum Stoffwechsel des Muskels aus täglicher Erfahrung geläufig ist. Leicht verständlich ist namentlich das Auftreten der Ermüdung an einem ausgeschnittenen Froschmuskel, der nicht mehr in der Lage ist, die Stoffverluste auszugleichen. Um so erstaunlicher ist es, daß selbst ein solcher Muskel noch hunderte und tausende von Zuckungen vor völliger Erschöpfung schreiben kann. Wird der Muskel ernährt, so ist eine periodische Beanspruchung ohne Ermüdung möglich, wie das Beispiel des Herzmuskels sowie der Atemmuskeln zeigt.

Die Zuckungsreihe am ausgeschnittenen Muskel lehrt ferner, daß der Muskel einen ansehnlichen Vorrat von zersetzbarer Substanz mit sich führen muß, der aber nicht schon bei

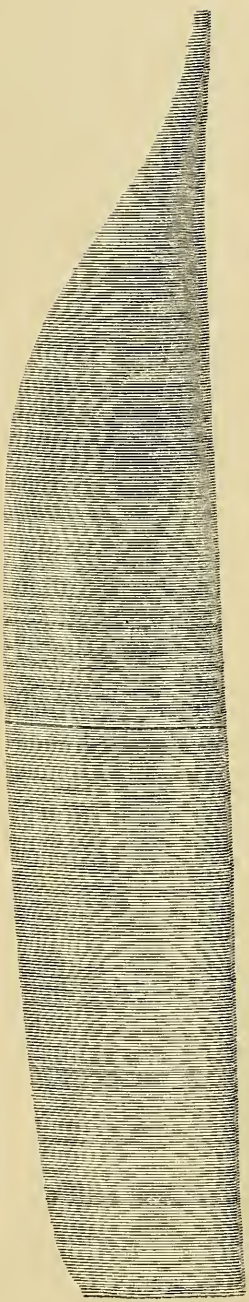


Fig. 42. Die ersten 440 Zuckungen eines ausgeschnittenen Froschmuskels, den jede Sekunde ein maximaler Öffnungsschlag trifft.

dem ersten Reiz verpufft, sondern ganz allmählich in den Erregungsprozeß hineingezogen wird. Man kann sich vorstellen, daß nur ein sehr kleiner Teil der Vorratsstoffe in einer durch den Reiz angreifbaren Form vorliegt; nur dieser Teil allein wird bei der Erregung verbraucht. Sofort beginnt aber neuerdings die Umwandlung eines weiteren Bruchteils des Vorratsmaterials u. s. f. Nach dieser Auffassung wäre es begreiflich, daß der nachfolgende Reiz um so mehr zerlegbares Material vorfindet und einen um so größeren Erfolg bewirkt, je später er kommt (s. o. die sog. Einstellung auf die Reizfrequenz).

Die chemische Zusammensetzung des Muskels. Die Erscheinungen der Zuckungsreihe weisen darauf hin, daß der ausgeschnittene Muskel infolge seiner Tätigkeit eine allmähliche Änderung seiner chemischen Zusammensetzung erfährt. Daß auch bei völliger Ruhe Veränderungen vor sich gehen, folgt aus der Tatsache, daß der ausgeschnittene Muskel allmählich, in Stunden oder Tagen, seine Erregbarkeit einbüßt und, wie man zu sagen pflegt, aus einem lebenden ein toter Muskel wird.

Die Erforschung dieser chemischen Änderungen ist noch in den Anfängen. Die Veränderlichkeit des Muskels und die Schwerlöslichkeit seiner festen Bestandteile haben bisher eine Trennung seiner Substanzen aufs äußerste erschwert. Man kann freilich in starken Säuren oder auch in Alkalien den Muskel in Lösung bringen, aber, wie die dabei auftretende Gasentwicklung zeigt, nur unter tiefgreifender Spaltung seiner Bestandteile. Man begnügt sich daher mit der Extraktion der leicht löslichen oder bereits innerhalb des Muskels in Lösung befindlichen Stoffe, nachdem man eine möglichst weitgehende mechanische Zerkleinerung des Muskels vorausgeschickt hat.

Der frische Muskel ist ein sehr wasserreiches Gewebe. In trockener Luft aufgehängt, verliert er rasch an Gewicht und Volum und verwandelt sich schließlich in einen derben hornartig durchscheinenden Strang. In dieser Form oder als Pulver ist lufttrockenes Fleisch unbegrenzt haltbar und bildet in Südamerika ein wichtiges Nahrungsmittel. Völlig wasserfrei kann der Muskel nur durch längeres Erhitzen auf 100° gewonnen werden. Der gesamte Gewichtsverlust beträgt hierbei für das Fleisch erwachsener Säugetiere 74—78 %, der Trockenrückstand mithin 22—26 %. Ein Teil dieser Trockensubstanz besteht stets aus Fett, das bei ganz magerem Fleisch immer noch zwischen 0,5 und 1 %, bei fettem aber 10 % und mehr vom Gewicht des frischen Muskels betragen kann. Wie die mikroskopische Untersuchung lehrt, findet sich dieses Fett ganz oder zum größten Teil zwischen den Muskelfasern. Ob die normale Muskelfaser Fett enthält, ist fraglich.

Die Substanz der Muskelfasern besteht zum größten Teil aus Eiweiß. Dafür spricht schon der hohe Stickstoffgehalt des Fleisches. Nach zahl-

reichen und sorgfältigen Bestimmungen enthält frisches Muskelfleisch im Mittel 3,4 % Stickstoff. C. Voit, Z. f. B. **1**, 1865, 98. Rechnet man diese Zahl durch Multiplikation mit 6,25 in Eiweiß um, so erhält man rund 21 % Eiweiß, d. h. eine der Trockensubstanz des Muskels nahe gleiche Menge. Hierbei wird allerdings vorausgesetzt, daß aller im Muskel gefundene Stickstoff als Eiweiß vorkommt, was nicht zutreffend ist. Die Menge der nicht eiweißartigen stickstoffhaltigen Bestandteile des Muskels ist aber gering; sie beträgt weniger als 1 % des frischen Muskels. Da sie durch Wasser ziemlich leicht extrahiert werden können, werden sie unter dem Namen der stickstoffhaltigen Extraktivstoffe zusammengefaßt. Aus ihnen seien erwähnt das dem Harnstoff nahestehende Kreatin (Methylguanidinessigsäure), Nukleïnbasen wie Xanthin, Hypoxanthin u. a., endlich die Phosphorfleischsäure, Siegfried, A. f. P. 1894; B. B. **27**, 1894, 2762; **28**, 1895, 515; Z. phl. C. **21**, 1896, 360.

Die Eiweißkörper des Muskels sind nur zum geringsten Teile in reinem Wasser löslich. Setzt man Fleisch mit kaltem Wasser zu und erwärmt allmählich, so bildet sich eine schwache Eiweißlösung, die in der Hitze abschäumt (Suppe). Stoffreichere Extrakte lassen sich gewinnen, wenn man statt Wasser Salzlösungen verwendet, namentlich Kochsalz- oder Salmiaklösungen bis zu 10 %. Man erhält auf diese Weise aus dem zerkleinerten Muskel rötlich gefärbte, trübe Lösungen, aus denen durch Verdünnen mit Wasser, besser durch Aussalzen reichliche Eiweißmengen ausgefällt werden können.

Will man die gelösten Eiweißkörper des frischen Muskels ohne Zusatz erhalten, so kann man sich des Verfahrens bedienen, das seiner Zeit Kühne angegeben hat und darin besteht, daß man frische Muskeln gefrieren läßt und zu einer schneeigen Masse zerkleinert (A. f. A. u. P. 1859, 748). Beim Auftauen sondert sich von der ungelösten Masse des Muskels, dem Muskelstroma, eine Flüssigkeit, die als Muskelplasma bezeichnet wird und spontan gerinnt, in der Kälte nach Stunden, bei Zimmertemperatur in der kürzesten Zeit. Ähnlich wie geronnenes Blut sondert es sich weiterhin in einen flüssigen Teil, das Muskelserum und einen geronnenen, das Muskelfibrin. Neuerdings hat v. Fürth gefunden, daß das Durchfrieren des Muskels nicht nötig ist und das Muskelplasma auch durch Extraktion des frischen Muskels mit normaler Kochsalzlösung bei niederer Temperatur gewonnen werden kann. A. e. P. **36**, 1895, 231; E. d. P. 1902, I, 110. Nach demselben Autor enthält das Muskelplasma der Säugetiere zwei fibrinbildende Eiweißkörper, das bei 47—50° gerinnende Myosin und das bei 55—65° gerinnende Myogen. Letzteres ist in 3—4fach größerer Menge vorhanden.

Man nimmt an, daß jene Veränderung der Muskeln, die als Totenstarre bekannt ist und in allen Muskeln nach Unterbrechung der Zirkulation früher oder später eintritt, auf der spontanen Gerinnung des Muskel-

plasmas beruht. Selbst im lebenden Tier können durch Absperrung des Blutes einzelne Muskeln oder Muskelgruppen in Starre versetzt werden, Stensons Versuch, vgl. Hermann, Handb. d. P. I, 1879, 128. Durch die Totenstarre verlieren die Muskeln ihre Durchsichtigkeit und Weichheit, sie werden hart, dabei kürzer und dicker. Die Veränderungen setzen nicht plötzlich ein wie der Erregungszustand, sondern sie entwickeln sich allmählich, wobei hauptsächlich die Tierart und die Temperatur, der Ernährungszustand sowie der Grad der Beanspruchung vor dem Tode von Bedeutung sind. Warmblütermuskeln werden früher starr als die von Kaltblütern, kühle Temperatur wirkt verzögernd, warme beschleunigend. Schlecht ernährte Muskeln erstarren früher als gut genährte, vor dem Tode stark beanspruchte früher als ausgeruhte. Tritt der Tod plötzlich ein, so scheinen, namentlich bei ausgedehnten Verletzungen und Zerstörungen des Nervensystems, stark kontrahierte Muskeln sofort in die Starre übergehen zu können. Roßbach, A. p. A. **51**, 1870, 558.

Die Muskeln der Leiche erstarren nach dem Tode nicht gleichzeitig, sondern die Starre beginnt in der Regel an den Muskeln des Kopfes und breitet sich von da über den Rumpf auf die Extremitäten aus. Muskeln, deren Nerven durchschnitten sind, erstarren später. Das Nervensystem hat demnach einen befördernden Einfluß auf die Entwicklung der Starre (v. Eiselsberg, A. g. P. **24**, 1880, 229). Nachdem sie einige Stunden bestanden, löst sich die Starre wieder und zwar unabhängig von der Fäulnis, wie Bierfreund, A. g. P. **43**, 1888, 195, durch Versuche an sterilen Muskeln gezeigt hat. Die Erregbarkeit der Muskeln kann die Starre und ihre Lösung überdauern, Mangold, A. g. P. **96**, 1903, 498.

Wie das Muskelplasma von Froschmuskeln bei einer Temperatur von 40° momentan in den geronnenen Zustand übergeht, so kann man auch den unzerstückelten Muskel durch Erwärmen auf diese Temperatur in den starren Zustand überführen. Die Frage, in welcher Beziehung diese Starre zur Totenstarre steht, bleibt vorläufig offen. Läßt man die Temperatur noch weiter steigen, so kann man beobachten, daß es für den Froschmuskel noch weitere Temperaturintervalle gibt, bei welchen er an Dicke und Konsistenz neuerdings zu-, an Länge abnimmt (vgl. Vernon, J. of P. **24**, 1900, 239). Diese Temperaturen liegen für den Gastrocnemius des Frosches zwischen den Graden 42—46, 53—57 und 70—77. Erst nach dem Durchlaufen dieser Stadien hat der Muskel jene stark verkürzte Form, die feste undurchsichtige Beschaffenheit, das verkleinerte Volum und die veränderte Farbe angenommen, die dem gekochten Fleische eigentümlich sind. Der Muskel ist dann wärmestarr. Eine Lösung dieses Zustandes findet im Gegensatz zur Totenstarre nicht statt. Die Existenz verschiedener Temperaturintervalle, bei welchen die Starre zunimmt, deutet auf die stufenweise oder fraktionierte Gerinnung der verschiedenen im

Muskel vorhandenen, gelösten oder gequollenen Eiweißkörper (Halliburton, J. of P. 8, 1888, 133).

Außer den Eiweißkörpern und den geringen Mengen stickstoffhaltiger Extraktivstoffe enthält der Muskel einige stickstofffreie organische Verbindungen, die in Wasser löslich sind, und daher zu den Extraktivstoffen des Muskels gerechnet werden. Diese Stoffe sind: Glykogen, Traubenzucker, Inosit und Milchsäure.

Glykogen, ein zu den Polysacchariden gehöriger, der Stärke verwandter Körper, läßt sich durch Extraktion mit heißem Wasser aus den zerkleinerten Muskeln gewinnen und stellt im reinen und trockenen Zustande ein lockeres, weißes, in Wasser ziemlich leicht lösliches Pulver dar, dessen Lösungen stets eine eigentümliche milchige Trübung zeigen. (Man vgl. oben S. 172.) Unterschiede gegenüber dem aus der Leber gewonnenen Glykogen sind nicht bekannt. Wie dieses wird es durch die Einwirkung verdünnter Säuren in der Wärme sowie durch gewisse Enzyme gespalten, wobei es je nach der Natur des Enzyms in Maltose oder in Traubenzucker umgewandelt wird. Man nimmt daher an, daß der in den Muskeln stets aber immer nur in sehr geringen Mengen vorhandene Zucker aus dem Glykogen stammt.

Die Menge des Glykogens in den Muskeln ist sehr wechselnd, selten mehr wie 1 %, sehr häufig aber weniger. Von großem Einfluß ist der Ernährungszustand des Tieres, sowie die Tätigkeit der Muskeln. Durch Hunger, sowie durch starke Muskelanstrengung schwindet das Glykogen. In den Muskeln mit Strychnin vergifteter Tiere schwindet das Glykogen in kürzester Zeit. (Böhm, A. f. g. P. **23**, 1880, 44; E. Külz, Beitr. z. Kenntnis des Glykogens, Marburg, 1890.)

Der Inosit ist eine in bezug auf ihre prozentische Zusammensetzung den Zuckern, ihrer Konstitution nach aber den Phenolen nahestehende Substanz, die sich in kleinen Mengen in den Muskeln findet. Seine Bedeutung ist noch dunkel.

Die im Muskel vorkommende Milchsäure ist die rechtsdrehende Form der α-Oxypropionsäure, die sogen. Fleischmilchsäure. Ihre Menge ist ziemlich wechselnd, doch ist ein Gehalt von 0,6 % in frischen Muskeln wiederholt beobachtet worden. Eine Vermehrung derselben bei der Totenstarre scheint nicht stattzufinden (Heffter, A. e. P. **31**, 1893, 225 und **38**, 1897, 447). Die Entstehung der sauren Reaktion des totenstarren Muskels ist daher noch dunkel. Tetanisierte Muskeln enthalten weniger Milchsäure als ruhende (Heffter, A. e. P. **31**, 1893, 251 ff.). Dagegen ist sichergestellt, daß das Blut tetanisierter Muskeln sich an Milchsäure anreichert. Man muß daher annehmen, daß die Milchsäure aus dem arbeitenden Muskel sofort ins Blut übertritt (was bei dem raschen Blutstrom in tätigen Muskeln verständlich ist); doch wäre auch möglich, daß bei der Arbeit ein Teil der Milchsäure verbrannt wird. Ebensowenig

ist klargestellt, ob die Milchsäure des Muskels aus Eiweiß oder aus Kohlehydraten entsteht (Araki, Z. f. phl. C. **15**,1891, 335).

Die anorganischen Bestandteile des Muskels werden gewöhnlich durch die Aschenanalyse bestimmt, ein Verfahren, das geeignet ist, den Gehalt an Schwefel und Phosphorsäure zu groß erscheinen zu lassen. In bezug auf die Schwefelsäure hat Bunge (Z. phl. C. **9**, 1884, 60) den Fehler, der aus dem Schwefelgehalt des Eiweißes entsteht, dadurch vermieden, daß er den Gehalt des Muskels an präformierter Schwefelsäure in dem wässerigen Muskelextrakt direkt bestimmte. Er ist sehr gering. Was die Phosphorsäure betrifft, so stammt die durch Aschenanalyse nachweisbare Menge nur zum geringeren Teil aus phosphorhaltigen organischen Verbindungen, wie Nuklein, Lecithin, Phosphorfleischsäure, der größere Teil ist präformiert in Verbindung mit Alkalien vorhanden. Die Gesamtmenge der anorganischen Bestandteile beträgt etwa 1 % des frischen Muskels (vgl. J. Katz, A. g. P. **63**, 1896, 1).

In bezug auf die metallischen Bestandteile haben die Analysen ergeben: Das Überwiegen des Kaliums über das Natrium, des Calciums über das Magnesium, der Phosphorsäure über das Chlor. Das Gegensätzliche dieser Verhältnisse zu den für das Blut gültigen würde noch deutlicher werden, wenn es möglich wäre, die zwischen den Muskelfasern befindliche Gewebsflüssigkeit, deren Aschengehalt dem des Blutes gleich ist, von der Analyse auszuschließen. Es zeigt sich also hier wie überall bei der Analyse von Zellinhalten ein sehr erheblicher Unterschied in dem Mengenverhältnis der anorganischen Bestandteile gegenüber der umgebenden Flüssigkeit, woraus folgt, daß ein Ausgleich nicht möglich ist, oder daß, wenn er stattfindet, durch Regulationen unbekannter Art die ursprünglichen Konzentrationsverschiedenheiten stets wieder hergestellt werden.

Für Wasser ist dagegen die Substanz der Muskelzelle durchgängig, was sich darin äußert, daß der Muskel in Lösungen undurchgängiger Stoffe, deren molekulare Konzentration größer oder kleiner ist als die des Blutes bezw. der Lymphe, schrumpft bezw. aufquillt. Verfolgt man diese Wasserbewegung mit der Wage, so ergibt sich folgendes: Ein Froschmuskel, der sich mit einer Chlornatriumlösung von 0,7 % ins Gleichgewicht gesetzt hat, enthält etwa 80 % Wasser, ein Sartorius von 0,25 gr Gewicht also 0,2 gr Wasser. Wird er nun in eine Chlornatriumlösung von 0,35 % eingebracht, so setzt er sich mit derselben in 3—4 Stunden ins Gleichgewicht, wobei seine Erregbarkeit nicht im geringsten geändert wird. Sein Gewicht nimmt gleichzeitig zu, aber nicht um einen dem ursprünglichen Wassergehalt gleichen Wert, d. h. um 0,2 gr, wie zu erwarten wäre, wenn innerhalb des Muskels genau so wie außerhalb die molekulare Konzentration auf die Hälfte des Ausgangswertes sinken würde, sondern nur um etwa 0,08 gr, so daß das Gewicht des gequollenen Muskels auf ungefähr 0,33 gr

stehen bleibt. Es folgt daraus mit Sicherheit, daß das im Muskel vorhandene Wasser nur zum Teil in Form einer wässerigen Lösung, zu einem anderen Teile aber in gebundener Form wahrscheinlich als Quellungswasser vorhanden ist. Die Differenz zwischen erwarteter und gefundener Gewichtszunahme bleibt auch bestehen, wenn man die zwischen den Muskelfasern vorhandene Gewebsflüssigkeit in Abzug bringt. Es ist diese Erfahrung ein sicherer Beweis, daß entgegen wiederholt geäußerten Meinungen, ein Teil des Muskels aus festen, wenn auch gequollenen Substanzen bestehen muß (vgl. Overton, A. g. P. **92**, 1902, 136 ff.).

Der Stoffwechsel des Muskels. Da eine Analyse des Muskels ohne Zerstückelung nicht ausführbar ist, so ist eine fortlaufend messende Untersuchung seines Stoffwechsels, sei es in der Ruhe oder in Tätigkeit, nur für diejenigen Stoffe möglich, die aus dem unversehrten Muskel herausdiffundieren bezw. in ihn eindringen. Als solche Stoffe sind bisher nur bekannt die Kohlensäure, die Milchsäure und der Sauerstoff.

Das Entstehen bezw. Verschwinden dieser Stoffe ist teils an ausgeschnittenen nicht durchbluteten Muskeln von Kaltblütern, teils an künstlich durchbluteten Muskeln von Warmblütern beobachtet worden. An Kaltblütern hat Fletscher (J. of P. **23**, 1898, 10) eine sehr sorgfältige Studie durchgeführt, die sich auf die Messung der ausgeatmeten Kohlensäure beschränkt und folgendes ergeben hat. Die Kohlensäureausscheidung des ausgeschnittenen Muskels läßt drei Perioden unterscheiden. Eine erste von höchstens 6 Stunden, in der die Kohlensäureausscheidung in stetiger Weise zu sehr geringen Werten abfällt, eine zweite von eventuell tagelanger Dauer, in der nach anfänglich geringem und unregelmäßigem Steigen eine nahezu gleichmäßige oder nur wenig sinkende schwache Kohlensäureausscheidung fortbesteht, und eine dritte, in der ein neuerliches rasches Steigen der Kohlensäureausscheidung eintritt, die zu sehr hohen Werten führen kann. Die letzte Periode ist, wie sich leicht beweisen läßt, die der beginnenden Fäulnis; sie fällt bei aseptischen Verfahren fort. Die zweite Periode entspricht der ungefähr in der 6. Stunde einsetzenden und sich dann sehr allmählich entwickelnden Totenstarre. Nur die erste Periode kann somit als eine wenn auch quantitativ veränderte Fortsetzung der natürlichen Kohlensäureausscheidung des unversehrten Muskels aufgefasst werden. In diesem Stadium findet auch eine geringe Sauerstoffaufnahme statt, wie Kontrollversuche in einer Stickstoffatmosphäre erkennen lassen. Es handelt sich hier wirklich um einen Atmungsvorgang, nicht nur um eine Ausscheidung bereits vorher gebildeter Kohlensäure. Letztere geht freilich noch nebenher, weil eben der Muskel stets mit einer hohen Kohlensäurespannung aus dem Körper in den Versuchsraum gelangt, dessen Kohlensäurespannung niedrig ist.

Wird der Muskel in der ersten Periode zu kräftigen aber nicht erschöpfenden Zusammenziehungen veranlaßt, so tritt eine Steigerung der Kohlensäureausscheidung nur in äußerst geringem Grade, oft überhaupt nicht merklich ein. Andauernde und erschöpfende Zusammenziehungen beschleunigen die Starre und führen dann zu jener Form der Kohlensäureausscheidung, die dem zweiten Stadium des ausgeschnittenen Muskels zukommt.

Die Versuche an ausgeschnittenen Warmblütermuskeln, die nur bei künstlicher Durchblutung längere Zeit erregbar bleiben, haben eine nicht unbeträchtliche Atmung des ruhenden Muskels ergeben und eine Steigerung derselben bei der Tätigkeit, deren Betrag jedoch sehr wechselnd gefunden wurde. Auch das Verhalten des respiratorischen Quotienten, d. h. des Verhältnisses zwischen dem Volum der ausgeschiedenen Kohlensäure zu dem des aufgenommenen Sauerstoffs war schwankend (v. Frey, A. f. P. 1885, 533).

Diese Unregelmäßigkeiten mögen sich zum Teil ebenso erklären, wie bei den unten zu besprechenden Versuchen am ganzen Individuum; doch muß auch berücksichtigt werden, daß die Totenstarre trotz der künstlichen Durchblutung frühzeitig einsetzt und die Schnelligkeit ihrer Entwicklung und Ausbreitung von Fall zu Fall wechselt. Man wird nicht fehl gehen mit der Vermutung, daß eine gleichmäßige künstliche Durchblutung des Präparates schwer erreichbar ist und daß die benachteiligten Bezirke bald absterben. Die Versuche Fletschers an Froschmuskeln haben aber ergeben, daß der Eintritt der Starre zu gesteigerter Kohlensäureausscheidung führt. Es ist daher unter solchen Umständen ein konstantes Verhalten des Gaswechsels nicht zu erwarten. Die Versuche am Froschmuskel haben ferner gelehrt, daß die bereits in Entwicklung begriffene Totenstarre durch Erregung beschleunigt wird. Auch diese Komplikation ist bei der Beurteilung aller Versuche an durchbluteten Säugetiermuskeln zu beachten.

Bei den mannigfachen Schwierigkeiten, mit welchen die Untersuchung des Stoffwechsels an ausgeschnittenen Muskeln verknüpft ist, liegt es nahe, auf die Isolierung zu verzichten und zu sehen, wie der Stoffwechsel des ganzen Individuums sich ändert, wenn aus der Ruhe zur Tätigkeit übergegangen wird. Die Erhöhung und eventuelle Änderung des Stoffwechsels darf dann als Folge der Muskelarbeit betrachtet werden.

Versuche dieser Art, die seit den Zeiten Lavoisiers[1]) die Physiologen beschäftigten, haben ergeben, daß die Muskelarbeit mit einer Steigerung des Stoffwechsels verknüpft ist, deren kalorischer Wert den der verrichteten mechanischen Arbeit übertrifft und daß die Steigerung des Stoffwechsels sich namentlich im Gaswechsel ausprägt, während die Stickstoffausscheidung zuweilen deutlich, in den meisten Fällen gar nicht oder nur wenig vermehrt ist.

---

[1]) Vgl. C. Voit in Hermanns Handb. d. Physiologie, Bd. VI, 1, S. 187.

Der Grund, warum die Steigerung des Stoffwechsels nicht immer in der gleichen Weise geschieht, liegt darin, daß der Mehrbedarf des Körpers nicht immer in der gleichen Weise befriedigt werden kann. Je nach der Beschaffenheit der Nahrung bezw. dem Ernährungszustande des Körpers können verschiedene Stoffe zur Arbeitsleistung herangezogen werden. Es zeigt sich indessen, daß bei genügendem Vorrat an stickstofffreiem Material dieses vor dem Eiweiß bevorzugt wird, was seinen Ausdruck findet in der geringen oder fehlenden Steigerung der Stickstoffausscheidung, die den meisten Untersuchern aufgefallen ist. Besonders deutlich tritt die Abhängigkeit der Eiweißzersetzung von der Zusammensetzung der Nahrung in den Versuchen von O. Krummacher zutage (Z. f. B. **33**, 1896, 108), in denen der Mehrzerfall des Eiweißes seinem kalorischen Werte nach zwischen 25 und 3 % der aufgewendeten Arbeit beträgt.

Daß die Steigerung der Kohlensäureausscheidung, von welcher die Muskeltätigkeit des Lebenden stets begleitet ist, in den Versuchen Fletchers am ausgeschnittenen Froschmuskel nicht deutlich in Erscheinung trat, muß wohl so aufgefaßt werden, daß ohne die Mitwirkung des Blutes der Stoffzerfall nicht bis zu dem letzten Oxydationsprodukte fortschreiten kann, er vielmehr auf einer Zwischenstufe zum Stillstand kommt. Als ein solches Zwischenprodukt kommt namentlich die Milchsäure in Betracht, deren Übertritt aus dem Muskel in das Blut bei Gelegenheit von künstlichen Durchblutungen wiederholt konstatiert werden konnte (v. Frey, a. a. O. 557; Spiro, Z. phl. C. **1**, 1887, 111; Heffter, A. e. P. **31**, 1893, 256).

Größe des Energieumsatzes. Der Versuch, die Größe und Art der im arbeitenden Muskel stattfindenden Zersetzung aus dem gesamten Stoffwechsel des Individuums zu erschließen, kann sich entsprechend der umständlichen Methodik aller Stoffwechselversuche nur über längere Zeiträume erstrecken und daher nichts aussagen über die Zersetzungsgröße, die einer einzelnen Zuckung entspricht. Hier tritt ergänzend ein anderes Verfahren ein, das von Helmholtz ersonnen, von Heidenhain und Fick weiter ausgebildet worden ist (man vgl. hierüber Hermann, Handb. d. Physiol. **1**, I, 1879, 153).

Da die chemischen Umsetzungen im Muskel den Charakter von Oxydationen haben, also mit positiven Wärmetönungen verknüpft sind, muß bei dem Übergang von der Ruhe zur Tätigkeit eine Temperatursteigerung eintreten, die, wenn auch klein, so doch meßbar ist und zu einer Bestimmung der freigewordenen Wärmemenge benutzt werden kann, über die Natur der zersetzten Stoffe aber nichts aussagt. Hierbei wird allerdings vorausgesetzt, daß die Temperaturmessung sich so rasch vollzieht, daß während derselben keine nennenswerte Wärmemenge nach außen abströmen kann. Die beiden zu erfüllenden Bedingungen, große Empfind-

lichkeit und rasche Einstellung schließen den Gebrauch von Thermometern zur Temperaturmessung aus und lassen nur die thermoelektrische Methode aussichtsvoll erscheinen.

Wie bekannt, beruht dieselbe auf der Erfahrung, daß in einem aus zwei Metallen zusammengesetzten Leiterkreise elektrische Spannungsunterschiede nur solange fehlen, als überall gleiche Temperatur herrscht. Haben dagegen die Berührungs- oder Lötstellen der beiden Metalle verschiedene Temperatur, so zeigt sich ein Strom, dessen Intensität mit dem Temperaturunterschied zunimmt. Die auftretenden Potentialdifferenzen sind klein, für Neusilber-Eisen bei 1^0 Temperaturunterschied ungefähr $25 \cdot 10^{-6}$ Volt (Kohlrausch, Lehrbuch, 1901, 155), die Stromstärke bei 1 Ohm Widerstand im Kreise somit $25 \cdot 10^{-6}$ Amp. Da man die Temperaturerhöhung im Muskel infolge einer Zuckung zu höchstens $2—3 \cdot 10^{-3}$ Grad annehmen kann und die Widerstände im Kreise unter den Wert von einigen Ohm nicht herabgedrückt werden können, so handelt es sich, wie man sieht, um minimale Stromstärken, deren Messung indessen bei der Empfindlichkeit der modernen Galvanometer keine Schwierigkeiten bietet.

Zur Vergrößerung der Ausschläge vermehrt man zweckmäßig die Zahl der Lötstellen und ordnet sie zu sog. Thermosäulen mit hintereinanderliegenden Paaren verschieden temperierter Lötstellen. Hierdurch wird wie bei der entsprechenden Schaltung galvanischer Elemente die Potentialdifferenz vervielfältigt. Es ist Aufgabe der Technik die Vermehrung der Lötstellen zu vereinigen mit möglichst geringem Widerstand und geringster Masse. Von der letzteren Bedingung hängt nämlich die Schnelligkeit der Einstellung ab, deren Wichtigkeit oben betont wurde.

Hat der Ausschlag des Galvanometers eine bestimmte durch Eichung zu ermittelnde Temperaturerhöhung angezeigt, so erhält man die entsprechende Wärmebildung, indem man die auf der Wage bestimmte Masse des Muskels multipliziert mit der Temperaturerhöhung und mit einer Zahl, die angibt, eine wie große Wärmemenge nötig ist, um die Masseneinheit des Muskels um einen Grad zu erwärmen. Diese, als spezifische Wärme oder Wärmekapazität bekannte Konstante hat für Wasser den Wert 1, für den Muskel den Wert 0,8 (Rosenthal, Monatsber. Berl. Akad. 1878, 306).

Sei die Masse des Muskels 5 gr, so erhält man für eine Erwärmung von $0{,}001^0$ C. die produzierte Wärmemenge Q zu

$$Q = 5 \text{ gr} \times 0{,}001^0 \times \frac{0{,}8 \text{ Kal.}}{\text{gr} \times 1^0} = 0{,}004 \text{ Kal.} = 4 \text{ Mikrokalorien.}$$

Nunmehr läßt sich auch ermitteln, welche Stoffmenge zersetzt werden muß, um die fragliche Wärmemenge frei zu machen. Nach S. 201 liefern

1 gr	Eiweiß oder Kohlehydrat	rund 4	große oder kgr-Kalorien,
1 mgr	„ „	„ 4	kleine oder gr-Kalorien,
0,001 mgr	Eiweiß od.	„ „ 4	Mikrokalorien
0,001 mgr	Fett	„ 9	Mikrokalorien.

Erwärmt sich ein Muskel von 5 gr bei einer Zuckung um 0,001 °, so entspricht demnach die produzierte Wärme der Oxydation von 0,001 mgr Eiweiß oder Kohlehydrat bezw. 0,0004 mgr Fett. Die Geringfügigkeit dieser Zersetzung läßt verstehen, daß der Stoffvorrat eines ausgeschnittenen Muskels für viele hunderte und selbst tausende von Zuckungen ausreicht.

Bei der Umrechnung der gefundenen Temperaturerhöhung in Wärmemengen werden zwei Voraussetzungen gemacht, die besonders erwähnt werden müssen. Erstens wird angenommen, daß alle Teile des Muskels, nicht nur die von der Thermosäule berührten, dieselbe Temperaturerhöhung erfahren, eine Annahme, die unbedenklich erscheint, weil alle Teile des Muskels gleichzeitig in Erregung geraten. Zweitens wird angenommen, daß zwischen dem Moment der Erregung und dem der Temperaturmessung keine in Betracht kommende Wärmemenge verloren geht. Inwieweit letzteres zutrifft, kann nur durch Versuche festgestellt werden, wie sie seinerzeit auf Anregung Ficks von A. Danilewsky ausgeführt wurden (A. g. P. **21**, 1880, 109). In diesen Versuchen wurde ein am Muskel hängendes Gewicht erst gehoben und dann fallen gelassen. Die lebendige Kraft des Gewichts wird von dem Muskel vernichtet und setzt sich in ihm in Wärme um, deren Betrag nach dem eben beschriebenen Verfahren gemessen werden kann. Trifft die fragliche Voraussetzung in vollem Umfange zu, so muß der in Grammmillimeter gemessene numerische Wert der von dem Gewicht geleisteten Arbeit 427 mal größer sein als die gefundene Wärmemenge in Mikrokalorien, d. h. der Quotient muß jene Zahl liefern, die als mechanisches Wärmeäquivalent bekannt ist. Die nachstehende Tabelle (aus A. Fick, Mechan. Arbeit etc., Leipzig 1882, 174) gibt im ersten Stab das fallende Gewicht, im zweiten das Produkt aus demselben und der Fallhöhe oder die Arbeit, der dritte Stab die entwickelte Wärmemenge, der letzte Stab den Quotienten von Arbeit durch Wärme.

Gewicht (in gr)	Arbeit = Gewicht × Fallhöhe (gr mm)	Wärme in Mikrokalorien	Arbeit / Wärme
30	1848	3,70	497
30	924	1,92	481
30	1848	3,59	515
30	924	2,07	446
30	1848	3,33	555
30	1850	3,81	485
60	1500	3,14	478
60	1500	3,03	495
60	1512	3,10	488
		Mittel	493

Man sieht, daß die Quotienten von dem geforderten Werte nicht allzusehr abweichen, im Mittel um 16 Prozent. Da die Fehler alle in der-

selben Richtung liegen, so folgt, daß die gefundene Wärmemenge zu klein d. h. die Temperaturmessung zu niedrig ausgefallen ist. Dies kann bezogen werden auf einen Wärmeverlust infolge Erschütterung des mit dem Muskel verknüpften Apparates oder, was wahrscheinlicher, infolge zu großer Trägheit der messenden Instrumente. Jedenfalls hat der Versuch ergeben, daß die im Muskel entstehende Wärmemenge im wesentlichen richtig gemessen werden kann, und daß Versuche am zuckenden Muskel innerhalb der angegebenen Fehlerquellen zutreffende Werte ergeben werden.

Zur Bestimmung des totalen Energieumsatzes im zuckenden Muskel richtet man den Versuch in der Weise ein, daß keine äußere Arbeit geleistet wird, das vom Muskel gehobene Gewicht vielmehr wieder zurückfällt. Der einzige Erfolg der Erregung ist dann eine Erwärmung des Muskels, aus deren Messung sich die entwickelten Wärmemengen ergeben. Nach diesem Plane sind die Versuche der folgenden Tabelle durchgeführt (Stab 1—3), die wiederum dem Buche von A. Fick (a. a. O. 221) entnommen ist. Sorgt man dafür, daß der Muskel seine Verkürzung aufschreibt, so ist auch die Arbeit bekannt, die man hätte gewinnen können (Stab 4). Dividiert man mit dem kalorischen Äquivalent derselben (Stab 5) in die entwickelten Wärmemengen, so erhält man das Verhältnis zwischen Wärme und Arbeit (letzter Stab). Schließlich ist noch zu bemerken, daß zum Zwecke der Vergrößerung der Ablesungen jedesmal nicht eine einzige Zuckung des Muskels, sondern drei rasch aufeinander folgende ausgelöst wurden.

Belastung des Muskels	Temperaturerhöhung in $^1/_{1000}{}^0$	Wärmemenge in Mikrokalorien	Arbeit in Grammmillimeter	Kalorisches Äquivalent der Arbeit	Verhältnis der Wärme zur Arbeit
0	5,1	14,6			
20	6,3	18,3	465	1,09	16,7
40	6,8	19,7	802	1,88	10,5
80	8,3	23,9	1402	3,34	7,1
120	8,4	24.2	1914	4,50	5,4
160	8,9	25,8	2402	5,64	4,6
200	8,9	25,6	2905	6,83	3,7
160	9,1	26,2	2402	5,64	4,6
120	8,1	23,3	1914	4,50	5,2
80	7,6	21,9	1420	3,34	6,6
40	6,7	19,5	819	1,92	10,2
20	6,2	18,0	465	1,09	16,6
0	4,6	13,4			

Wie man aus dem ersten Stabe sieht, steigen die Versuche von der Belastung 0 schrittweise bis 200 gr empor, um dann in gleicher Weise wieder zu sinken. Dies hat den Zweck, den etwaigen Einfluß der Ermüdung kennen zu lernen, die sich hier nur insofern bemerklich macht,

als die Temperaturerhöhungen und die ihr proportionalen Wärmemengen für gleiche Lasten zum Schluß der Versuchsreihe um ein weniges kleiner ausfallen als im Beginn; in der Arbeitsleistung ist dagegen eine Ermüdung noch nicht zu bemerken. Das frühere Nachlassen der Wärmeentwicklung gegenüber der mechanischen Leistung ist eine am Muskel stets zu beobachtende Erscheinung. Man kann auch sagen, daß der ermüdete Muskel sparsamer arbeitet als der ausgeruhte.

Da die drei Zuckungen stets durch dieselbe Reizstärke ausgelöst wurden, so läßt die Tabelle erkennen, daß die Zersetzungsgröße im Muskel von der Spannung abhängt, unter der er sich befindet. Dieser Satz gilt auch dann, wenn die Spannungen sich erst im Verlaufe der Zuckung einstellen, wie bei dem isometrischen und dem Schleuderverfahren (Heidenhain, Mechanische Leistung etc., Leipzig 1864, S. 84 ff.; Fick und Harteneck, A. g. P. **16**, 1878, 58). Die großen Arbeitsleistungen, die durch das Schleuderverfahren aus dem Muskel gewonnen werden können, haben demnach nicht nur einen physikalischen, sondern auch einen physiologischen Grund, wie schon oben gefolgert wurde.

Eine weitere Eigentümlichkeit ist die geringe Zunahme der Wärmeentwicklung, wenn dem Muskel steigende Lasten aufgebürdet werden, während die geleisteten mechanischen Arbeiten erheblich wachsen. Es wird also bei starker Spannung des Muskels ein größerer Anteil der freiwerdenden Energie zu mechanischer Leistung verfügbar, was sich in dem abnehmenden Werte des Quotienten Wärme/Arbeit äußert. Man ersieht aus demselben, daß bei der stärksten Spannung von 200 gr die mechanische Leistung mehr als ein Viertel der gesamten freigewordenen Energie beträgt, und es ist nicht ausgeschlossen, daß bei noch höherer Spannung das Verhältnis sich noch günstiger gestaltet hätte. In der Tat hat Zuntz (A. g. P. **68**, 1897, 211) bei seinen Stoffwechseluntersuchungen an Hunden gefunden, daß die Zunahme der Zersetzung, die infolge körperlicher Arbeit (am Tretrade) eintritt, in ihrem Energiewerte kaum dreimal so groß ist wie die Arbeitsleistung, demnach mehr als ein Drittel der aufgewendeten Energie als mechanische Arbeit erscheint.

Der Wert dieses Verhältnisses ist theoretisch von großem Interesse, weil er einen Schluß gestattet auf die Art der Energieumwandlung, die im Muskel vor sich geht. Nimmt man an, daß die kontraktilen Teile des Muskels aus Substanzen bestehen, die an dem Stoffumsatz nicht teilnehmen und nur durch die bei der Zersetzung auftretende Temperatursteigerung zur räumlichen Umlagerung veranlaßt werden, so stellt der Muskel eine thermodynamische Maschine dar, in welcher die Wärmemenge Q aus einem Körper von der höheren Temperatur $T + dT$ auf einen zweiten Körper von der niedrigeren Temperatur T übertragen wird. Der Vorgang ist dann auch umkehrbar und die dabei zu gewinnende äußere Arbeit dA bestimmt durch die Gleichung

$$dA = Q \frac{dT}{T}.$$

(Nernst, Theoret. Chemie, 1900, 20.) Setzt man zum Zwecke einer Überschlagsrechnung statt der Differentiale dA und dT die endlichen aber sehr kleinen Werte ΔA und ΔT, ferner die absolute Temperatur $T = 300^0 (= 27^0 C)$ und die Temperaturerhöhung ΔT infolge einer Zuckung gleich $0{,}003^0$, so findet man, daß nur $^1/_{100000}$ der freiwerdenden Wärmemenge äußere Arbeit liefern könnte. Daraus folgt aber, daß die Auffassung des Muskels als einer thermodynamischen Maschine unzutreffend und die überaus günstige Ausnutzung der freiwerdenden Energie nur verständlich ist unter der Annahme, daß chemische Energie direkt und ohne den Umweg über die Wärmebildung in mechanische umgesetzt wird. Man kann demnach den Muskel als eine chemodynamische Maschine bezeichnen, bei der die gebildete Wärme nur ein Nebenprodukt darstellt.

Durch welche Einrichtung im Muskel dieser Erfolg ermöglicht ist, bleibt vorläufig unbekannt. Das was über die Umformung des quergestreiften Muskels bei seiner Kontraktion bisher bekannt ist, genügt nicht, um bestimmte theoretische Vorstellungen zu begründen. Für eine künftige Theorie der Kontraktion werden folgende Erfahrungen von der größten Wichtigkeit sein:

1. Der Muskel erfährt bei seiner Kontraktion keine Änderung seines Volums, die Verkürzung wird durch die Verdickung kompensiert. Ewald, A. g. P. **41**, 1887, 215.

2. Der Aufbau der quergestreiften Muskelfaser aus Scheiben von abwechselnd einfach- und doppeltbrechender Substanz bleibt bei der Kontraktion unverändert. Engelmann, A. g. P. **7**, 1873, 171.

3. Die doppeltbrechenden Scheiben nehmen bei der Kontraktion an Volum zu, sie werden weicher und wasserreicher; die einfach brechenden verhalten sich umgekehrt. Engelmann, A. g. P. **7**, 1873, 155 und **23**, 1880, 571. Man vgl. auch Biedermann, Elektrophysiologie I, 2—44.

Man kann die Veränderungen zusammenfassen unter dem Bilde einer Quellung der doppeltbrechenden Substanz auf Kosten der einfachbrechenden (Engelmann, a. a. O.).

Die elektrischen Vorgänge im tätigen Muskel sollen erst weiter unten zusammen mit denen des tätigen Nerven untersucht werden.

Elfter Teil.

Allgemeine Eigenschaften der Nerven.

In den vorhergehenden Vorlesungen ist die Betrachtung der mechanischen Leistungen des Muskels, seiner chemischen Eigenschaften und seiner Wärmebildung durchgeführt worden, ohne auf das Nervensystem Rücksicht zu nehmen. Tatsächlich sind aber die Muskeln in mehrfacher Hinsicht vom Nervensystem abhängig.

In dieser Beziehung müssen die verschiedenen Muskelarten in zwei Gruppen geteilt werden. Die erste Gruppe umfaßt die quergestreiften Muskeln des Skeletts. Sie sind in ihrer Tätigkeit dermaßen von den Nerven abhängig, daß jede nicht durch die Nerven angeregte Kontraktion als abnormal oder pathologisch gilt. Ihre vollständige Unterwerfung unter die Herrschaft des Nervensystems zeigt sich auch darin, daß diese Muskeln nach Durchtrennung ihrer Nerven zu grunde gehen, indem sie einer fettigen Degeneration verfallen, bis schließlich, nach Monaten, nur ein bindegewebiger Strang an Stelle des Muskels zurückbleibt. Wenn nicht alle Nervendurchtrennungen diesen Ausgang nehmen, so liegt das nur darin, daß durchschnittene Nerven wieder verheilen können, worauf die bereits eingeleitete Degeneration des Muskels rückgängig wird.

Zu der zweiten Gruppe gehören der Herzmuskel sowie die glatten Muskeln der Eingeweide und der Blutgefäße. Diese sind einer selbständigen oder automatischen Tätigkeit fähig, werden aber darin von den Nerven gefördert oder gehemmt. In bezug auf Ernährung und Erhaltung sind sie vom Nervensystem weniger abhängig wie die Muskeln der ersten Gruppe. Denn Gefäßmuskeln, deren Nerven durchschnitten sind, zeigen keine Degerationserscheinungen. Es ist ferner bekannt, daß das embryonale Herz funktioniert, bevor es in den Besitz von Ganglienzellen und Nerven gelangt. W. His jun., Leipz. Abh. 18, 1891. Über die Beziehungen des Herzens und der glatten Muskeln zu ihren Nerven ist im 3., 4. und 6. Teil berichtet worden.

Der Bau der Nerven hat mancherlei Analogie mit dem des Muskels. Auch die Nerven bestehen aus Fasern protoplasmatischer Natur, den Achsenzylindern, die von einer Hülle, der Schwann schen Scheide umgeben sind. Diese Stücke entsprechen der Muskelfaser und dem Sarkolemm. Es zeigt sich ferner, daß der Achsenzylinder zum größten Teil in feinste Fäden, sog. Fibrillen umgewandelt ist, ein Rest undifferenzierten Protoplasmas, das sog. Axoplasma, aber erhalten bleibt. Dagegen fehlen dem Achsenzylinder Kerne, welche den Kernen der Muskelzellen und Muskelfasern entsprechen. Der zu dem Achsenzylinder gehörige Kern liegt in der Ganglienzelle, aus welcher ersterer entspringt. Eine besondere Eigentümlichkeit mancher Nerven ist die Markscheide; sie bildet eine innerhalb der Schwann schen Scheide gelegene aus röhrenförmigen Stücken bestehende Hülle um den Achsenzylinder.

Chemisch sind die Nerven samt den zugehörigen Zellen ausgezeichnet durch den Mangel oder doch geringen Gehalt an Nukleïn, anderseits durch den großen Gehalt an Lecithin und Cholesterin. Namentlich die weiße, vorwiegend aus markhaltigen Nerven bestehende Substanz des Nervensystems ist reich an diesen beiden Stoffen, die sich in geringer Menge in allen Zellen vorfinden. Durch Chloroform, Äther oder warmen Alkohol können sie den Nerven entzogen werden, wodurch dann dieselben ihr hohes Lichtbrechungsvermögen verlieren und „grau“ werden.

Den Markscheiden sind ferner 2 Stoffe eigen, die anderwärts nicht vorzukommen scheinen: das Protagon und das Neurokeratin. Das Protagon ist ein stickstoff- und phosphorhaltiger Körper, dem Lecithin ähnlich durch seine Löslichkeit in warmem Alkohol oder Äther, sowie durch die Quellung in Wasser. Seine Zusammensetzung ist unbekannt und jedenfalls sehr verwickelt. Bei der Zersetzung durch Alkalien liefert es die Bestandteile des Lecithins, daneben aber noch Körper, die als Cerebrine bezeichnet werden und eine Kohlehydratgruppe enthalten. (Hammarsten, Lehrbuch 4. Aufl. 1900, S. 367). Durch das Neurokeratin, eine chemisch äußerst widerständige Substanz, tritt das Nervensystem in nahe Beziehung zu dem Keratin der Hornsubstanzen und dokumentiert auf diese Weise die Geschichte seiner Entstehung aus dem äußeren Keim- oder Hornblatt.

Obwohl die Nervenfaser nur als Stück und Ausläufer einer Nervenzelle anzusehen ist und ohne dieselbe nicht lebensfähig ist, (vgl. dagegen Bethe, Arch. f. Psychiatrie, **34**, 1901, Heft 3), so ist es doch aus methodischen Gründen statthaft, ihre Eigenschaften zunächst gesondert und dann erst in Verbindung mit der Zelle zu betrachten.

Die Nervenfaser ist zu folgenden Leistungen befähigt: 1. Erregungen an beliebigen Punkten aufzunehmen, 2. Erregungen zu leiten, 3. Erregungen auf benachbarte Gebilde zu übertragen.

Die Leitung der Erregung im Nerven. Auf der Fähigkeit der Nerven Erregungen zu leiten beruht die Erscheinung, daß Einwirkungen auf bestimmte Orte eines menschlichen oder tierischen Körpers zu Veränderungen in ganz entfernten Teilen führen. Diese Veränderungen treten anscheinend augenblicklich ein, so daß man früher an eine Art Fernwirkung dachte oder an eine Fortleitung von so großer Geschwindigkeit, daß sie der Messung nicht zugänglich gemacht werden könne.

Im Jahre 1850 fand jedoch Helmholtz (A. f. A. u. P., 1850, 276), daß diese Geschwindigkeit meßbar ist. Wie S. 224 gezeigt wurde, verstreicht zwischen dem Moment der Reizung eines Muskels und dem Beginn seiner Verkürzung eine sehr kurze Zeit, die sog. Latenzzeit. Reizt man den Muskel von seinen Nerven aus (sog. indirekte Reizung), so findet man die Latenzzeit größer und zwar um so mehr, je weiter entfernt vom Muskel

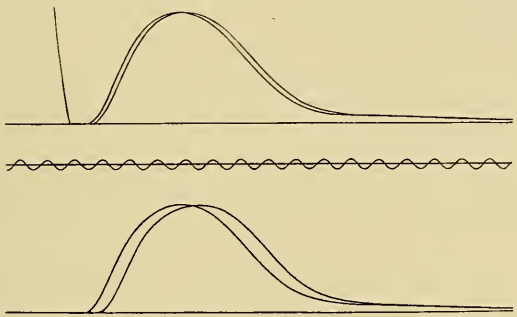


Fig. 43. Zuckungskurven eines Gastrocnemius, der vom Nerven aus gereizt wird. Die von der entfernteren Reizstelle ausgelöste Zuckung erscheint etwas später.

die Reizung stattfindet. Helmholtz hat die Messung dieser Latenzzeiten nach 2 verschiedenen Methoden durchgeführt und für die Geschwindigkeit der Leitung übereinstimmende Werte erhalten.

Das eine dieser Messungsverfahren gestaltet sich wie folgt: Der Muskel verzeichnet auf der bewegten Schreibfläche seine Zuckung, deren Abstand von der den Reizmoment kennzeichnenden Marke der gesuchten Latenzzeit entspricht. Man reizt einmal nahe dem Muskel und dann möglichst entfernt und erhält so 2 Latenzzeiten, deren Differenz der zur Durchsetzung der Nervenstrecke nötigen Zeit entspricht.

In Fig. 43 ist das Ergebnis eines derartigen Versuches dargestellt, oben an einem Nerven von Zimmertemperatur, unten an demselben Nerven, nachdem er einige Minuten durch Eiswasser gekühlt war. Die der Marke des Reizmomentes nähere Kurve bezieht sich auf die Reizung nahe dem Muskel, die entferntere auf die Reizung am Beckenende des Nerven. Die Länge des Nerven zwischen den beiden Reizstellen betrug 55 mm.

Um die Längenunterschiede in Zeitintervalle zu übersetzen, ist bei der ersten Umdrehung der Trommel die Stimmgabelkurve mitgezeichnet worden, von welcher 100 Schwingungen auf die Sekunde gehen. 10 Schwingungen entsprechen einer Abszissenlänge von 37 mm, somit 1 mm 0,0027 Sekunden oder 2,7 σ, wenn mit σ ein Tausendteil einer Sekunde bezeichnet wird. Die Messung ergibt nun, daß am zimmerwarmen Nerven die von der entfernten Reizstelle ausgelöste Zuckung um 0,7 mm oder 1,9 σ später liegt, somit die 55 mm Nerv in 1,9 σ oder 29 mm in 1 σ durchlaufen worden sind; die Schnelligkeit der Erregungsleitung betrug in diesem Falle 29 mm/σ oder 29 m/sec. Am gekühlten Nerven ist der Abstand der beiden Zuckungskurven nahezu dreimal so groß, die Geschwindigkeit der Leitung also dreimal kleiner oder gleich 10 m/sec.

Es versteht sich von selbst, daß eine derartige Rechnung nur zulässig ist unter der Voraussetzung, daß die Leitungsgeschwindigkeit in allen Teilen des geprüften Nerven dieselbe ist. Kann diese Voraussetzung nicht gemacht werden, so ergibt der Versuch nur den mittleren Wert der Leitungsgeschwindigkeit innerhalb der geprüften Strecke. Die Untersuchungen von R. du Bois-Reymond (C. f. P. 1899, 513) und Engelmann (A. f. P. 1901, 28) haben aber ergeben, daß bei einer in allen Teilen des Nerven gleichen Temperatur die obige Voraussetzung im allgemeinen zutreffend ist. Man vgl. übrigens hierzu auch die Ausführungen von Nicolai, A. g. P. **85**, 1901, 77 und L. Hermann, ebenda **91**, 1902, 189.

Helmholtz hat seine Untersuchung auch auf die Messung der Leitungsgeschwindigkeit im motorischen menschlichen Nerven ausgedehnt, Berliner Monatsber. 1867 und 1870, und dieselbe gleichfalls von der Temperatur abhängig gefunden, wobei die Werte zwischen 30 und 90 m/sec schwankten. Diese Erfahrungen machen es schon wahrscheinlich, daß auch die Art der Lebewesen von Bedeutung ist; vielleicht gibt es auch Unterschiede zwischen den verschiedenen Nerven eines Individuums. Die niedrigsten bisher bekannten Werte sind beobachtet worden von Fick an Muskelnerven von Anodonta mit ungefähr 1 cm/sec und von Nicolai am Olfactorius des Hechtes mit 5—24 cm/sec je nach der Temperatur. Von beiden Beobachtern sowie von S. Fuchs, Wiener Sitzgsb. **103**, 1894, ist ferner eine Abhängigkeit der Leitungsgeschwindigkeit von der Reizstärke konstatiert worden.

Wie der Nerv besitzt auch der Muskel die Fähigkeit, die Erregung zu leiten, ja dieselbe tritt bei ihm noch anschaulicher hervor, weil die Erregung mit einer Änderung seiner mechanischen Eigenschaften verknüpft ist. Da es kein Mittel gibt einen Muskel in allen seinen Teilen gleichzeitig zu erregen, die Erregung vielmehr im allgemeinen in jeder Faser von einem Punkte ausgeht, so bedarf es auch hier einer gewissen Zeit, damit sich dieselbe über den Muskel ausbreitet. Es läuft die Erregung, ähn

lich wie beim Nerven über die Länge der Muskelfaser hin, indem sie von dem zuerst gereizten Querschnitt auf die benachbarten weiterschreitet. Da der erregte Querschnitt sich verkürzt und verdickt, so wird ein quer über den Muskel gelegter Hebel den Eintritt der Erregung in dem berührten Querschnitt durch eine Bewegung anzeigen, die ebenso wie die Zuckungen der Fig. 43 zur Bestimmung der Leitungsgeschwindigkeit benützt werden kann, wenn man einmal nahe dem Hebel, das andere Mal entfernt von ihm reizt. Versuche, welche mit dieser oder verwandten Methoden angestellt wurden, haben neben der Abhängigkeit der Leitungsgeschwindigkeit von der Temperatur große Unterschiede zwischen den Muskeln verschiedener Tierspezies wie auch zwischen den verschiedenen Muskeln eines Individuums ergeben so z. B. für quergestreifte Muskeln der Schildkröte 0,5—1,8 m/sec, des Frosches 1—4 m/sec, des Kaninchens 3—3,4 m/sec, (rote Muskeln) und 5—11 m/sec, (weiße Muskeln). Am Menschen fand Hermann 10—13 m/sec. vgl. Biedermann, Elektrophysiologie, I 124 ff. Die Unterschiede werden noch größer, wenn man auch noch die glatten Muskeln zum Vergleiche heranzieht. An ihnen ist die Erregungsleitung so langsam, daß sie sich in der peristalitischen Kontraktion mit freiem Auge verfolgen läßt. Am Ureter des Kaninchens fand sie Engelmann zu 2—3 cm/sec, und bei Abkühlung bis auf 0,5 cm/sec herabgehend. A. g. P. **2**, 1869, 265. Ungefähr in der Mitte zwischen den beiden durch die glatten und die Skelettmuskeln gegebenen Extremen liegt die Leitungsgeschwindigkeit des Herzmuskels.

Die vorstehenden Erörterungen zeigen, daß eine bestimmte Phase des Erregungszustandes in den verschiedenen Querschnitten einer Nerven- oder Muskelfaser niemals gleichzeitig, sondern in dem betrachteten Querschnitt um so später eintritt, je weiter derselbe von dem Entstehungsorte der Erregung entfernt ist. Da in jedem Querschnitte der Vorgang in gleicher Weise verläuft, so kann man füglich von einem wellenartigen Fortschreiten der Erregung sprechen. Es besteht aber ein Unterschied gegenüber einer physikalischen Wellenbewegung insofern, als eine Zurückwerfung des Erregungsvorganges am Ende der Faser nicht vorkommt, die Erregung vielmehr erlischt, sobald sie das erregbare Gebilde in seiner ganzen Länge durchlaufen hat. Diese Erscheinung hängt vermutlich mit der Tatsache zusammen, daß der Querschnitt, in dem eine Erregung abklingt, für eine neue Erregung weniger empfänglich ist. Dieser sogen. refraktäre Zustand läßt sich namentlich am Ureter und am Herzen deutlich nachweisen, gilt aber wahrscheinlich für alle erregbaren Gebilde (Engelmann, A. f. g. P. **2**, 1869, 263; Marey, Travaux du lab. **2**, 1875, 63). Sicherlich ist die fehlende Zurückwerfung der Erregung nicht durch eine Unfähigkeit des Muskels bedingt, die Erregung auch in entgegengesetzter Richtung zu leiten. Man kann sich leicht überzeugen, daß bei endständiger Reizung eines Muskels die Erregung sich ebenso leicht zentrifugal

wie zentripetal fortpflanzt, während bei Reizung in der Mitte der Länge die Reizung gleichzeitig nach den beiden Enden fortschreitet. Letztere Art der Ausbreitung ist sogar die natürliche insofern, als bei den Skelettmuskeln der erregende Nerv nicht endständig, sondern seitlich an die Fasern herantritt.

Durch besondere Maßnahmen wie ungleiche Temperierung der beiden Enden eines Muskels, Vergiftung eines Endes etc. kann die Reizleitung aus einer doppelseitigen oder reziproken in eine einseitige oder irreziproke verwandelt werden. Vgl. Engelmann, A. g. P. **62**, 1896, 400.

Schwieriger ist es, zu beweisen, daß auch der Nerv ein doppelsinniges Leitungsvermögen besitzt. Das Verfahren, das auf den elektrischen Vorgängen im tätigen Nerv beruht, kann erst weiter unten geschildert werden. Reizt man einen Muskelnerven in seinem Verlauf zwischen Rückenmark und Muskel, so tritt immer nur im Muskel ein Erregungserfolg zutage, so daß der Anschein entsteht, daß das Leitungsvermögen dieses Nerven nur ein einseitiges, zentrifugales ist. Der einseitige Erfolg kann aber auch dadurch bedingt sein, daß die den Nerv durchlaufende Erregung nur an dem einen Ende Gelegenheit findet sich auf andere Gewebselemente zu übertragen, eine Annahme, die, wie sich später zeigen wird, in der Tat zutreffend ist. Dagegen gelingt es, wie Kühne gezeigt hat, an verzweigten motorischen Nervenfasern, das doppelsinnige Leitungsvermögen zu demonstrieren. Man kann den Versuch an vielerlei Nerven ausführen, am einfachsten und bequemsten vielleicht an dem zum Musculus gracilis des Frosches gehenden Nerven. Dieser Muskel wird durch eine sehnige Inskription in zwei ungleiche Hälften geteilt, die ihre Nerven aus einem gemeinsamen Stämmchen beziehen. Reizt man den Nerv einer Muskelhälfte mechanisch oder elektrisch, so zucken stets beide Hälften, weil die Nervenfasern sich noch innerhalb des Stämmchens gablig teilen und ihre Äste in die beiden Muskelhälften schicken. Wird der eine Ast einer solchen Teilung erregt, so schreitet die Erregung nicht allein in der Richtung gegen den Muskel, sondern auch gegen die Teilungsstelle fort und tritt hier auf den anderen Ast über (Z. f. B. **22**, 1886, 314).

Das Ergebnis dieses Versuches ist auch noch in einer anderen Hinsicht lehrreich, indem es zeigt, daß Nervenfasern, die aus einer gemeinschaftlichen Stammfaser entspringen, nicht für sich allein in Erregung geraten können; es müssen vielmehr an der Erregung, die einen Ast ergreift, auch die übrigen Äste samt der Stammfaser teilnehmen. Dagegen gilt für Nervenfasern, die nirgends durch Teilungsstellen miteinander in Verbindung stehen, die Regel, daß die Erregungsleitung in jeder Faser isoliert verlaufen kann, ohne die benachbarten Fasern in Mitleidenschaft zu ziehen. Bei der Zusammendrängung zahlreicher Nervenfasern in den Nervenstämmen des Körpers ist diese Eigenschaft von größter Wichtigkeit; ohne sie würden örtlich umschriebene Bewegungen und Empfin-

dungen unmöglich sein. Obwohl z. B. die Nerven für die vier geraden und einen schiefen Muskel des Auges in einem Nervenstamm (dem Oculomotorius) beisammenliegen, sind doch, auf Grund jener Eigenschaft, die mannigfaltigsten Kombinationen ihres Zusammenwirkens möglich. Über Mittel, die Isolation der Erregung aufzuheben vgl. Biedermann, Elektrophysiologie, 363 und 668.

Narkose und chemische Reizung der Muskeln und Nerven. Von besonderer Wichtigkeit für den Arzt ist die Kenntnis jener Stoffe, durch welche die Erregungsleitung in Muskel oder Nerv vermindert bis aufgehoben oder aber gefördert wird. Mit diesen Änderungen der Erregungsleitung verknüpft sich in der Regel eine gleichsinnige Änderung der Erregbarkeit, die in dem einen Fall bis zur Unerregbarkeit herabgemindert, im anderen Fall bis zur selbständigen oder autochthonen Erregung gesteigert werden kann. Bei hoch gesteigerter Erregbarkeit genügen die stets vorhandenen geringfügigen chemischen oder elektrischen Ungleichartigkeiten in der Umgebung des Nerven oder in ihm selbst, um den erregten Zustand auszulösen.

Als ein solcher, Leitung und Erregbarkeit beeinflussender Faktor ist bereits oben die Temperatur erkannt worden. Dieselben Veränderungen können durch den konstanten elektrischen Strom bewirkt werden, wie unten noch näher zu erörtern sein wird. Die wichtigste Rolle spielen aber die zahlreichen diesem Zwecke dienenden chemischen Stoffe, von denen in der Medizin in umfangreicher Weise Gebrauch gemacht wird.

Am genauesten bekannt sind die als Narkose bezeichneten Wirkungen, worunter man eine vorübergehende Herabsetzung oder Aufhebung der Erregungs- und Leitungsfähigkeit, im weiteren Sinne der Lebenserscheinungen überhaupt, versteht. Ist die Aufhebung eine vollständige, so spricht man von Lähmung. Das diesen Zuständen häufig voraufgehende, bei geringen Dosen zuweilen sogar allein auftretende Exzitationsstadium ist dagegen viel weniger bekannt und an peripheren Gebilden, Muskeln oder Nerven, überhaupt noch kaum beachtet (vgl. A. Waller, Brain **19**, 1896, 43, 277, 569).

Die narkotisch wirkenden Mittel teilen sich, wie Overton gezeigt hat, in zwei Gruppen, die er als indifferente und basische Narkotika unterscheidet (Studien über die Narkose, Jena 1901). Zwischen beiden Gruppen kommen Übergänge vor, doch ist im allgemeinen eine scharfe Scheidung möglich. Zu den indifferenten Narkoticis gehören eine sehr große Zahl von Stoffen (mehr als die Hälfte der bekannten Kohlenstoffverbindungen), die chemisch indifferente Körper sind oder doch nicht in ausgesprochenem Grade einen basischen, sauren oder salzartigen Charakter besitzen. Zu ihnen zählen auch einige anorganische Verbindungen wie Kohlensäure,

Schwefelkohlenstoff und Stickoxydul. Ist für einen Stoff dieser Gruppe die zur Narkose nötige Konzentration in bezug auf eine bestimmte Zellenart gefunden, so gilt diese Konzentration in der Regel auch für andere Zellenarten, mögen dieselben pflanzlicher oder tierischer Herkunft sein. Die narkotisierende Wirkung ist ferner eine vorübergehende, d. h. sie hört auf nach vollständiger Entfernung der betreffenden Verbindung aus der Imbibitionsflüssigkeit der Zellen, Overton, a. a. O. S. 7.

Die zweite Gruppe umfaßt die organischen Basen und ihre salzartigen Verbindungen, von welch letzteren es aber auch nur der in wässeriger Lösung hydrolytisch abgespaltene basische Bestandteil ist, der eine Wirksamkeit entfalten kann, weil er allein im stande ist, in die Zellen einzudringen. Von den anorganischen Verbindungen gehört hierher das Ammoniak, während die Laugen der Alkalimetalle ausgeschlossen sind, weil sie, sofern sie nicht ätzende Wirkung entfalten, in die Zellen nicht eindringen können. Die Wirkung dieser organischen Basen unterscheidet sich von der der indifferenten Narkotika insofern, als hier nicht für jeden Stoff ein Durchschnittswert der Konzentration aufgestellt werden kann, der mit geringen Abweichungen für beliebige Zellenarten gültig ist. Es zeigt sich vielmehr, daß die Konzentration eines freien Alkaloids, die zur vollständigen Narkose erforderlich ist, für verschiedene Zellgattungen um sehr große Beträge, nicht selten um mehr als das Zehnfache differiert. Die Narkose ist ferner in sehr vielen Fällen keine vorübergehende in dem oben definierten Sinne und die Wirkung bei stets gleich gehaltener Konzentration eine fortschreitende.

Alle Narkotika, gleichgültig ob sie der ersten oder zweiten Gruppe zugehören, müssen, um wirken zu können, in die Zellen eindringen. Diese Möglichkeit ist aber wie H. Meyer und Overton gezeigt haben, an die Bedingung geknüpft, daß der Stoff in den cholesterin-lecithinartigen Verbindungen der Zellen, den sog. Zell-Lipoïden (Overton), löslich ist. Aber auch seine Löslichkeit in Wasser kommt in Betracht, denn alle lebenden Zellen sind von wässrigen Lösungen umgeben und können nur durch deren Vermittlung ihren Stoffwechsel besorgen. Ist nun ein Stoff sowohl im Wasser, wie in den Lipoïden der Zelle löslich, so wird die Konzentration, die er in beiden erreicht, abhängig sein von dem Teilungskoëffizienten zwischen den beiden Lösungsmitteln. Wird die Konzentration der wässrigen Lösung konstant erhalten, so ist mit Hilfe des Teilungskoëffizienten auch die Konzentration in der Zelle gegeben (H. Meyer, A. e. P. **42**, 1899, 109 u. 119, **46**, 1902, 338; Overton a. a. O.).

Allen oben als indifferente Narkotika bezeichneten Stoffen ist ein hoher Wert des Teilungskoëffizienten Lipoïd/Wasser und zugleich eine meist sehr beträchtliche Löslichkeit in Fetten und fetten Ölen gemeinsam. Sie dringen daher rasch in die Zellen ein und entfalten ihre narkotische Wirkung, indem sie sich in den fettartigen Bestandteilen der Zellen lösen.

Je reicher eine Zellgattung an solchen Bestandteilen ist, desto mehr kann sie von dem Narkotikum aufnehmen. Dies erklärt wohl die große Empfindlichkeit der Nerven, besonders der markhaltigen, gegen Narkotika. Worauf die narkotische Wirkung im Grunde beruht, läßt sich gegenwärtig noch nicht sagen, doch dürfte es sich wahrscheinlich mehr um eine physikalische als chemische Änderung im Bau des Protoplasmas handeln, da gerade die wirksamsten Stoffe dieser Gruppe von Narkoticis sich durch eine große Trägheit in chemischer Hinsicht auszeichnen. Auch die Schnelligkeit, mit der diese Stoffe beim Sinken der Konzentration außerhalb der Zelle dieselbe wieder verlassen, weist darauf hin, daß es sich nur um eine Lösung in den Bestandteilen des Protoplasmas handelt.

Zur genaueren Verfolgung der Entwicklung und des Schwindens der Narkose eignen sich Muskel und Nerv in hervorragendem Maße, weil ihre Erregbarkeit ein bequemes Maß für den Grad der Veränderung bietet. Fig. 44 stellt das Ergebnis eines derartigen Versuches dar. Der

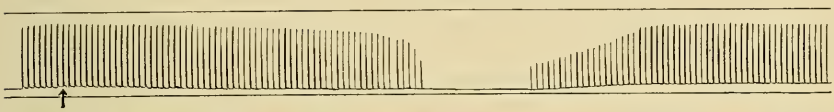


Fig. 44. Der Ischiadicus eines Frosches wird alle 10 Sekunden von einem Reiz getroffen, der eine maximale Zuckung des M. gastrocnemius hervorruft. Die Leitung der Erregung im Nerv wird vorübergehend durch Narkose unterbrochen. Die narkotisierende Lösung beginnt an dem Orte des Pfeils einzuwirken.

Ischiadicus eines Frosches wird alle 10 Sekunden von einem Induktionsreiz getroffen, der auf das Beckenende des Nerven einwirkt und eine maximale Zuckung des M. gastrocnemius auslöst. Dieselbe wird in der üblichen Weise auf der sehr langsam gehenden Trommel verzeichnet. Nach dem 8. Reiz wird das Mittelstück des Nerven in Ringerlösung getaucht, der 0,5 Gewichtsprozent Amylalkohol zugesetzt sind. In den nächsten Minuten ist der Reiz noch von gleicher Wirksamkeit wie zuvor, von der 4. Minute ab beginnt ein Sinken der Zuckungshöhe, zunächst gleichmäßig und langsam dann beschleunigt und nach der 10. Minute hören die Reize auf wirksam zu sein. Die narkotisierende Lösung wird nunmehr entfernt und durch gewöhnliche Ringerlösung ersetzt, worauf schon nach 1 Minute die Reize wieder wirksam werden und nach $3^1/_2$ Minuten ihre volle Wirkung erreicht haben.

Im Gegensatz zu den Stoffen der ersten Gruppe zeigt die Narkose durch die basischen Stoffe Erscheinungen, die auf die Bildung von mehr oder weniger festen Verbindungen im Innern der Zelle hinweisen. Entsprechend ihrer leichten Löslichkeit in den Lipoïden gehen diese basischen Narkotika rasch in die Zellen ein, die Entgiftung ist dagegen eine sehr verzögerte. Die fortschreitende Giftwirkung und die sehr wechselnde Emp-

findlichkeit verschiedener Zellenarten gegen diese Stoffe sprechen für ein von chemischen Beziehungen bestimmtes Verhalten. (Overton S. 171.) Aus der Gruppe dieser Narkotika sei hier nur das Curarin erwähnt, das dadurch ausgezeichnet ist, daß es eine besondere Affinität zu den Endverzweigungen der motorischen Nerven besitzt. Wie Böhm (Festschrift f. C. Ludwig, Leipzig 1886) gefunden hat, genügt $^1/_3$ mgr des reinen Alkaloids für ein Kilo Kaninchen um eine vollständige Lähmung der Skelettmuskeln herbeizuführen.

Die anorganischen Verbindungen können, da sie mit wenig Ausnahmen in Fetten nicht löslich sind, nicht ohne weiteres in die Zellen eindringen, wie ja auch die in der Gewebsflüssigkeit gelösten Salze sich nicht mit den in der Zellflüssigkeit gelösten auszugleichen vermögen. Ist die molekulare Konzentration der äußeren und inneren Lösung verschieden, so findet Wasserbewegung statt, bis die Differenz der osmotischen Drucke ausgeglichen ist.

Neuere noch nicht veröffentlichte Versuche von Overton haben ergeben, daß erhebliche Änderungen im Wassergehalt von den tierischen Zellen ohne Schaden und auch ohne Erregungserscheinungen ertragen werden, wenn die Zusammensetzung der umspülenden Lösung richtig gewählt wird. Gebraucht man z. B. für Froschmuskeln eine Lösung, die nach dem Vorgange von Ringer 6,5 gr Kochsalz, 0,3 gr Chlorcalcium und 0,2 gr Chlorkalium im Liter enthält, so kann die Konzentration dieser Lösung auf das Doppelte erhöht oder auf die Hälfte verringert werden, ohne daß die Muskeln eine andere Veränderung erfahren als eine Abnahme bezw. Zunahme ihres Gewichts, die wieder rückgängig gemacht werden kann. Erregungserscheinungen treten hierbei nicht auf. Erst wenn die genannten Konzentrationsgrenzen überschritten werden (bei reinen Kochsalzlösungen schon früher) treten Schädigungen und zugleich auch Erregung ein, wodurch es wahrscheinlich wird, daß die beiden in ursächlichem Zusammenhange stehen. Aus der Erhöhung der Konzentration erklären sich die lang anhaltenden Erregungen, die beim Vertrocknen von Muskeln und namentlich von Nerven eintreten.

Sehr anhaltende Erregungen werden durch kleine Mengen freien Alkalis hervorgerufen. Hieraus erklärt sich die langdauernde Erregung in die Froschmuskeln in der Biedermannschen Lösung geraten (vergl. dessen Elektrophysiologie, I. S. 90). Auch hier findet eine Schädigung statt. Eingehende Studien über die Stoffe, durch die der Skelettmuskel zu rhythmischen Zuckungen veranlaßt wird, hat neuerdings J. Loeb angestellt (Festschr. f. A. Fick, 1890, 99; A. g. P. 88, 1901, 68). Übrigens gibt es zweifellos auch Stoffe, die Schädigung und selbst den Tod der Zellen ohne Erregung herbeiführen. So ist z. B. eine Erholung aus der Narkose nur möglich, wenn das Narkotikum weder zu lange Zeit noch in zu großer Konzentration eingewirkt hat.

Erregung durch den elektrischen Strom. Gegenüber den chemischen Einwirkungen ist es ein großer Vorzug der elektrischen, daß die von ihnen hervorgerufenen Änderungen in allen Teilen gleichzeitig erfolgen, wenn auch nicht überall in gleicher Art und Intensität. Es ist üblich, bei der Erörterung der sehr vielgestaltigen Erscheinungen, die an lebenden Geweben oder Zellen infolge elektrischer Einwirkungen auftreten, auszugehen von den Erregungsvorgängen in einem Muskel, an dessen Nerv die Pole einer konstanten Stromquelle angelegt sind.

Zur Erlangung zuverlässiger Ergebnisse bedarf es hierbei zweier methodischer Maßnahmen:

1. Einer Einrichtung zur feinen Abstufung äußerst geringer Stromstärken. Ein konstanter Strom von 10^{-6} Amp. wird, durch den Ischiadicus des Frosches fließend, denselben in der Regel in Erregung versetzen und es werden so ziemlich alle Wirkungen des Stroms zur Beobachtung kommen wenn letzterer bis zum 50 fachen jener Stärke ansteigt. Innerhalb dieser Werte ist eine stetige Änderung der Stromstärke anzustreben. Hierzu dient eine Einrichtung, die durch Fig. 45 schematisch dargestellt ist. MM′ ist

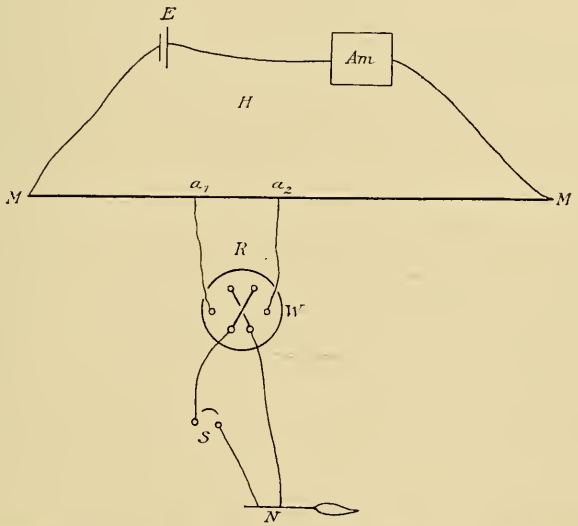


Fig. 45. Versuchsanordnung zur Reizung eines Nerven (N) durch konstante Ströme von stetig veränderlicher Stärke.

ein meterlanger Draht von einigen Ohm Widerstand (Rheochord), Am ein Ampermeter, E ein konstantes galvanisches Element. Ist der Strom im Hauptkreise H geschlossen, so entsteht im Drahte MM′ ein gleichmäßiges Potentialgefälle und die Spannungsdifferenz zwischen irgend zwei Punkten

des Drahtes wird ihrem Abstande proportional sein. Wird nun von zwei Punkten a_1 und a_2 des Drahtes durch den Stromwender W und den Schlüssel S zum Nerv N abgeleitet, so tritt nur ein äußerst schwacher Zweigstrom in den Reizkreis R ein, weil der Widerstand des Nerven außerordentlich viel größer ist, als der des Drahtstückes a_1 a_2. Es findet durch die Abzweigung auch keine merkliche Verstärkung des Stroms im Hauptkreise statt, und man darf mit verschwindendem Fehler annehmen, daß der durch den Nerven gehende Strom der Länge a_1 a_2 proportional ist.

2. Bedarf es einer Form von Elektroden, durch welche die Berührung der tierischen Teile mit Metallen vermieden wird. Ohne diese Vorsichtsmaßregel würden an den Berührungsstellen die Produkte der elektrolytischen Zersetzung auftreten, durch welche die Gewebe verändert, eventuell sogar zerstört würden. Außerdem würden bei der geringsten Ungleichheit der beiden berührenden Metalle diese selbst mit der im Gewebe vorhandenen Salzlösung ein galvanisches Element bilden, dessen Strom sich zu dem Reizstrom algebraisch addiert.

Die unveränderliche Beschaffenheit des zu reizenden Gewebes wird am besten erreicht, wenn man als zuleitende Elektroden Fäden, Pinsel oder Tonpröpfe nimmt, die mit normaler Kochsalzlösung durchtränkt sind. Die Kochsalzlösung ist durch einen Propf von Kochsalzton getrennt von einer Lösung von Zinksulfat, in welche amalgamiertes Zink taucht. Diese von E. du Bois-Reymond geprüfte Zusammenstellung ist unter dem Namen der unpolarisierbaren Elektroden bekannt (Monatsber. Berlin. Akad. 1859. Über eine andere Form derselben vgl. Oker-Blom, A. g. P. **79**, 1900, 534).

Die Wirkung des konstanten Stromes möge zunächst an einem Ischiadicus (vom Frosch) untersucht werden, der mit dem M. gastrocnemius in Verbindung steht. Der Strom kann in den Nerv geschickt werden sowohl in der Richtung gegen den Muskel (absteigend) als auch in der Richtung gegen das Beckenende des Nerven (aufsteigend). Unterbrechung und Schließung geschieht im abgeleiteten Kreise.

Ein derartiger Versuch gibt bei absteigender Richtung folgendes Resultat:

Länge der Ableitungsstrecke am Rheochord:

5 cm kein Erfolg,
10 „ „ „
12,5 „ minimale Erregung, Minimalzuckung nur bei der Schließung des Stromes, nicht während der Dauer oder bei der Öffnung des Stroms (Schließungszuckung = SZ),
13 „ stärkere SZ.,
15 „ noch stärkere SZ.,

17 cm noch stärkere SZ.,
20 „ SZ., ebenso stark wie vorher,
30 „ „ „ „ „ „

Dieser Versuch zeigt bereits die wesentlichen Erscheinungen nicht nur der elektrischen sondern überhaupt jeder Art von Erregung: Die Erfolglosigkeit gewisser sog. unterschwelliger Reizstärken, das Auftreten von Erfolgen sobald eine gewisse Reizstärke, der Schwellenreiz überschritten wird, die Zunahme des Reizerfolges mit wachsender Reizstärke, aber nicht proportional derselben, sondern in immer geringerem Maße und schließlich die Einstellung des Erfolges auf einen endgültigen, bei weiterer Steigerung des Reizes nicht mehr vergrößerbaren Wert, die Maximalerregung. Der schwächste dieselbe auslösende Reiz heißt dann Maximalreiz, alle stärkeren übermaximale.

Wiederholt man nun den Versuch mit aufsteigender Stromrichtung, so erhält man im wesentlichen gleiche Resultate. Man findet höchstens für den Schwellen- bezw. Maximalreiz etwas andere Werte als bei absteigendem Strom.

Verwendet man stärkere Ströme, so treten neue Erscheinungen auf, die zunächst darin bestehen, daß auch während der Dauer des Stromes, sowie bei der Öffnung desselben Reaktionen zu beobachten sind.

Tetanische Kontraktionen, die im Moment der Schließung einsetzen und kürzere oder längere Zeit während des Stromschlusses andauern (Schließungstetanus = STe), treten zum Teil schon innerhalb der oben angegebenen Stromstärken auf, sicher aber bei höheren Werten derselben. Je reizbarer ein Präparat ist, desto leichter, d. h. bei um so geringerer Stärke des Stromes treten diese Schließungstetani auf. Man kann eine erhöhte Reizbarkeit des Nerven durch leichte Austrocknung herbeiführen, besonders aber dadurch, daß man Nerven von Fröschen nimmt, die längere Zeit in der Kälte gewesen sind (Kaltfrösche), Hering, Wien. Sitz.-Ber. **85**, III, 1882, 1; v. Frey, A. f. P. 1883, 43. Bei kurzdauernder (auch lokaler) Abkühlung kommt es nur zu einer gesteigerten Erregbarkeit, vgl. Gotch und Macdonald, J. of P., **20**, 1896, 247.

Ein weiterer Erfolg stärkerer Ströme ist das Auftreten einer Öffnungserregung im Moment der Stromunterbrechung entweder in Gestalt einer Zuckung oder eines Tetanus (ÖZ bezw. ÖTe). Bei absteigendem Strom kommt es allerdings in der Regel nicht zu langdauernden Öffnungserregungen, nur zu mehr oder weniger starken Öffnungszuckungen. Dagegen sind nach Unterbrechung starker aufsteigender Ströme starke und andauernde Öffnungserregungen die Regel.

Endlich findet man Stromstärken, bei welchen die Erscheinungen nicht nur keine Steigerung mehr erfahren, sondern z. T. wieder sich mindern oder gar verschwinden, und zwar gilt dies für die Öffnungs-

erregung bei absteigender und für die Schließungserregung bei aufsteigender Stromrichtung.

Will man die Erfolge der Reizungen des Nerven durch den konstanten Strom in den Hauptzügen zusammenfassen, so kann man dies in der Form des sog. Zuckungsgesetzes tun, welches indessen willkürlicherweise auf die tetanischen Reizerfolge nicht Rücksicht nimmt. Man unterscheidet dann nur 3 Stromstärken, eine schwache, mittlere und starke und als Erfolge SZ und ÖZ. Mit diesen Einschränkungen lautet das Schema nach E. Pflüger, Untersuchungen über die Physiologie des Elektrotonus, Berlin 1859, S. 446.

Stromstärke	Aufsteigender Strom		Absteigender Strom	
	Schließung	Öffnung	Schließung	Öffnung
Schwach	Zuckung	Ruhe	Zuckung	Ruhe
Mittel	Zuckung	Zuckung	Zuckung	Zuckung
Stark	Ruhe	Zuckung	Zuckung	Ruhe (schwache Zuckung)

Bevor man versucht, die Vielheit der Erscheinungen in allgemeineren Regeln zusammenzufassen, wird es sich empfehlen, den Kreis der Erfahrung dadurch zu erweitern, daß auch noch ein anderes reizbares Gewebe, etwa ein quergestreifter Muskel zum Versuche benützt wird.

Wird ein Froschsartorius mit einem Schreibhebel verknüpft und an seinen beiden Enden von zwei geeignet beschaffenen unpolarisierbaren Elektroden berührt, so findet man zunächst, wie beim Nerven geringe Unterschiede im Schwellenwerte für ab- und aufsteigende Ströme; zugleich zeigt sich, daß diese Unterschiede mit der Gestalt des Muskels zusammenhängen, indem das obere breitere Ende etwas stärkerer Ströme bedarf. Dies ist verständlich, da auf den breiteren Querschnitt mehr Fasern treffen, auf die einzelne Faser demnach ein geringerer Anteil des Stromes. Mit andern Worten, der Reizerfolg ist nicht von der Stromstärke abhängig, sondern von der Stromdichte, d. h. von der auf die Einheit des Querschnitts entfallenden Stromstärke.

Der Reizerfolg am frischen Muskel unterscheidet sich aber von dem am Nerv, daß bei nicht zu lang dauerndem Stromschluß die Erregung während der ganzen Dauer desselben anhält, mit andern Worten, der Muskel Schließungstetani oder, wie sie hier heißen, Dauerkontraktionen ausführt. Der Nachweis, daß diese Dauerregungen von rhythmischer Beschaffenheit sind, ist von S. Garten erbracht worden, Leipz. Abh. **26**,

1901, 321. Bei Unterbrechung des Stromes hören die tetanischen Erregungen sofort auf. Öffnungszuckungen sind am Muskel viel schwerer zu erhalten als am Nerv. Es bedarf dazu relativ sehr starker Ströme und einer langen Schließungsdauer.

Es muß indessen gesagt werden, daß die verschiedenen Arten von Muskelgewebe, wie sie teils innerhalb eines tierischen Organismus, teils bei verschiedenen Tierspezies vorkommen, sich im einzelnen ziemlich verschieden gegen reizende Kettenströme verhalten. Es sei in dieser Beziehung auf die sehr lesenswerte Darstellung in Biedermanns Elektrophysiologie, Bd. I. S. 149—170 verwiesen.

Die beiden Beispiele der Wirkung konstanter Ströme auf Nerv und Muskel, die hier vorgeführt worden sind, lehren, daß eine allgemein gültige Regel nicht aufgestellt werden kann. Anderseits zeigen sich aber doch gewisse Übereinstimmungen, die eine zusammenfassende Besprechung gestatten. Folgende Erscheinungen kehren regelmäßig wieder:

1. Die meist ungleiche Wirksamkeit der beiden Stromrichtungen. Da hier nur von zwei Stromrichtungen die Rede ist, so ist schon vorausgesetzt, daß der Strom das erregbare Gebilde der Länge nach durchfließt, entweder zentrifugal oder zentripetal. Man kann natürlich durch geeignete Vorkehrungen auch schräge oder quere Durchströmungen bewerkstelligen, es hat sich aber gezeigt, daß dieselben stets viel schwächer, rein quere Durchströmungen sogar gar nicht wirksam sind. Beschränkt man sich auf die Betrachtung von Längsdurchströmungen, so läßt sich die ungleiche Wirksamkeit der beiden möglichen Richtungen in der Regel ohne weiteres nachweisen. Sie wird noch auffälliger, wenn künstlich ein Ende des Muskels oder Nerven unerregbar oder minder erregbar gemacht wird, sei es durch lokale Erhitzung, Quetschung oder chemische Veränderung. Besonders elegant läßt sich der Versuch durch eine lokale Narkose mit Äther, Chloralhydrat oder Amylalkohol oder durch eine lokale Vergiftung mit Kaliumchlorid bewirken. Man findet dann die gegen das veränderte Ende gerichteten Ströme 8—10 mal weniger wirksam als die von demselben fortgerichteten, und man kann den Unterschied noch größer machen, wenn man den Muskel oder Nerv in eine von parallelen Stromfäden durchflossene Lösung einsenkt. Engelmann, A. g. P. **26**, 1881, 144; Biedermann, Elektrophysiologie I, 188.

Diese Erfahrungen zwingen zu der Annahme, daß der Strom nicht über die ganze Länge des Gebildes seine erregende Wirkung entfaltet, sondern nur an der Stelle, wo er aus den Fasern austritt. Diese Folgerung wird gesichert durch die genauere Untersuchung der Erregungserscheinungen an unversehrten Muskeln, an denen das Auftreten der Erregung sich durch die Formänderung verrät. Reizt man einen Skelettmuskel des Frosches mit sehr schwachen Strömen, so läßt sich namentlich am ermüdeten Präparat beobachten, daß die Erregung nur einen Teil des Muskels ergreift. Diese

einseitige Erregung und Formänderung des Muskels findet dann immer an der Austrittsstelle des Stromes statt d. h. an der Elektrode, die mit dem negativen Pol (Zinkpol) des Elementes verbunden ist; sie wird Kathode genannt. Von dort breitet sich die vorübergehende oder dauernde Erregung über die ganze Länge der Faser aus, solange das Leitungsvermögen erhalten ist. Als allgemein zutreffende Regel kann daher gelten: Die bei der Schließung eines konstanten Stromes auftretende Erregung (Zuckung oder Tetanus) geht von der Kathode aus. In ähnlicher Weise läßt sich zeigen, daß die bei der Öffnung auftretenden Erregungen von der anderen, mit dem positiven Pol des Elements verbundenen Elektrode ausgehen, die als Anode bezeichnet wird.

Da mithin die durch konstante Ströme bewirkten Erregungen nicht gleichzeitig in allen Querschnitten der durchströmten Faser, sondern nur an der Ein- oder Austrittsstelle entstehen, so ist die ungleiche Wirkung der beiden Stromrichtungen verständlich, weil eine völlig gleiche Dichte des Stromes oder eine gleiche Erregbarkeit in den beiden von den Elektroden berührten Orten höchst unwahrscheinlich ist.

2. Die bei der Schließung eines Stroms an dessen Kathode auftretende Erregung ist im allgemeinen eine dauernde, aber beständig abnehmende; sie hat außerdem einen mehr oder weniger ausgeprägten periodischen Charakter und die abnehmende Erregungsstärke äußert sich hierbei in der Weise, daß jede folgende Erregungsperiode schwächer ist wie die vorausgehende. Findet diese Abschwächung sehr rasch statt, so kann der ganze Effekt nur in einer einzigen Erregung, einer Zuckung bestehen, wie das namentlich für die Reizung der Nerven von Warmfröschen mit schwachen Strömen die Regel ist.

Die Periodizität der Erregung hat vielleicht ihren Grund in der Ausbildung eines minder erregbaren Zustandes (refraktäre Periode), der einer Erregungsphase nachfolgt, wie oben bei der Erörterung der Ausbreitung der Erregungswelle im Muskel bereits ausgeführt worden ist.

Mit der trotz konstanter Durchströmung abnehmenden Wirkung hängt eng zusammen die Erfahrung, daß Ströme, die ganz langsam zu ihrer vollen Intensität emporsteigen, nur schwer eine Erregung verursachen. Man braucht nur anzunehmen, daß die Erregbarkeit rascher fällt als die Stromstärke steigt, wobei allerdings die Voraussetzung gemacht werden muß, daß auch schon unterschwellige Stromstärken eine Verminderung der Erregbarkeit hervorbringen. Man vergleiche hierzu die interessanten Arbeiten von Hoorweg A. g. P. **52**, **53**, **57**, **74**, **82**, **83**, **85**, **87** und 88, 1892—1902. Auf derartigen Verhältnissen beruht es, daß rasch ansteigende Ströme stärker erregen als langsam anschwellende, und daß man sich in relativ hohe Stromstärken erregungslos „einschleichen“ kann, wenn sie nur langsam genug anwachsen. Daß aber die Schnelligkeit des Stromanstieges

nicht allein für den Effekt maßgebend ist, folgt aus der Dauerwirkung konstanter Ströme.

3. Öffnungserregungen sind im allgemeinen schwerer zu erhalten, als Schließungserregungen. Erstere sind in hohem Maße von der Dauer des Stromschlusses abhängig. Daraus ist zu schließen, daß die Öffnungserregung erst eintreten kann, nachdem eine Umstimmung des Gewebes durch den Strom stattgefunden hat. Diese Vorstellung wird namentlich nahe gelegt durch die Erscheinung des Öffnungstetanus, der die Öffnung des Stromes überdauert und zweifellos durch die Veränderungen bedingt ist, die der Strom im Gewebe geschaffen hat. Welcher Art diese Umstimmung ist, läßt sich erkennen, wenn man durch das Umlegen einer Wippe die Elektroden, die den erregenden Strom zugeführt haben, plötzlich statt mit dem stromgebenden Element mit einem Galvanometer verbindet. Man bemerkt dann das Vorhandensein eines rasch abnehmenden Stromes, der aus dem Gewebe hervorkommt und seiner Richtung nach entgegengesetzt ist dem zugeleiteten Strom. Solche nach Unterbrechung eines Stromes auftretende, durch die chemische Veränderung des Leiters bedingte Gegenströme werden als Polarisationsströme bezeichnet. Bei der Beschaffenheit der oben beschriebenen Elektroden ist es ausgeschlossen, daß die Polarisationen an den Berührungsstellen mit dem Gewebe entstehen, und ebenso kann auch die Polarisation im Innern der Elektroden vermieden werden. Es handelt sich also wirklich um eine „innere Polarisation" des Gewebes, die wahrscheinlich dadurch bedingt wird, daß die in entgegengesetzten Richtungen wandernden Ionen ungleiche Hindernisse finden. Unter diesen Umständen muß es zur Zurückhaltung gewisser Ionen kommen, was wieder zur Ausbildung elektrischer Ladungen führt. Sobald der „polarisierende Strom" unterbrochen wird, gleichen sich diese Ladungen wieder aus in Gestalt eines Stromes, der dem polarisierenden entgegengesetzt ist. Es ist dabei ganz gleichgültig, ob an das Gewebe ein äußerer Leiterkreis angelegt ist, da in den von leitender Flüssigkeit durchtränkten Geweben auch die innere Abgleichung der Spannungen möglich ist.

Der Polarisationsstrom wird, entsprechend seiner umgekehrten Richtung, das Gewebe in einen Zustand versetzen, der dem durch den polarisierenden Strom hervorgerufenen entgegengesetzt ist. War irgendwo im Gewebe eine kathodische Änderung gesetzt, so wird nunmehr daraus eine anodische werden und umgekehrt. Es ist also wohl für die bei der Öffnung des polarisierenden Stromes an der Anode desselben auftretenden Erregungen von Bedeutung, daß der Polarisationsstrom dort seine Kathode besitzt. Läßt man diese Vorstellung gelten, so würden alle durch konstante Ströme erreichbaren Erregungen als kathodische oder als Schließungserregungen aufzufassen sein. Grützner, A. g. P. **28**, 1882, 130 und **32**, 1883, 357; Tigerstedt, Akad. der Wiss. Stockholm. 13. Sept.

1882. Dieser Auffassung wird allerdings eine Schwierigkeit bereitet durch die galvanischen Erscheinungen, die mit dem Bestande des Öffnungstetanus verknüpft sind. Auf dieselben kann indessen hier nicht näher eingegangen werden.

4. Die Umstimmung, die der konstante Strom in Muskeln oder Nerven hervorbringt, macht sich nicht nur in physikalischen Zeichen, sondern auch in physiologischen bemerklich. Die bei Schließung an der Kathode

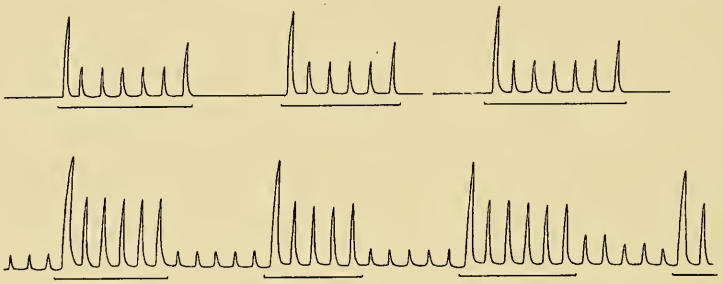


Fig. 46. Muskelzuckungen infolge rhythmischer mechanischer Reizungen des Nerven. Die Reize sind sehr schwach oder (oben) sogar unterschwellig. Während der unterstrichenen Zeiten liegt die Reizstelle im Bereich der Kathode eines konstanten Stroms, wodurch die Reize viel wirksamer werden.

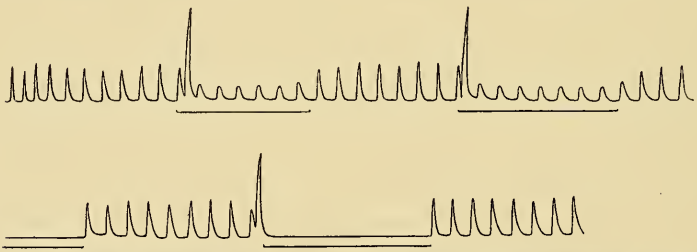


Fig. 47. Die rhythmischen mechanischen Reizungen der Nerven werden für die Dauer der Stromschlüsse weniger wirksam oder unwirksam, weil die Reizstelle im Bereich der Anode liegt.

und eventuell bei der Öffnung an der Anode auftretenden Erregungen sind ein Teil dieser Zeichen. Aber auch wenn es nicht zur Erregung kommt, bleiben noch eigentümliche Wirkungen bestehen, die sich in Änderungen der Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit äußern. Am elegantesten läßt sich dies nach dem Verfahren von Tigerstedt zeigen, der einen Nerv auf mechanischem Wege rhythmisch erregte und beobachtete, wie die Wirkung dieser Reizungen sich änderte, wenn die gereizte Stelle in den Bereich der Kathode oder Anode eines konstanten Stromes gebracht wurde. Wie die Figg. 46 und 47 erkennen lassen, wird durch die kathodische Um-

stimmung die Reizwirkung vergrößert, so daß höhere Zuckungen resultieren, während die anodische Umstimmung eine Verminderung der Zuckungsgröße bewirkt, die bis zum Verschwinden gehen kann, Ist die anodische Umstimmung sehr stark, so tritt völlige Unerregbarkeit und Leitungsunfähigkeit in ihrem Bereiche auf, und dieser Fall ist oben bei den Erregungsversuchen am Nerven zur Beobachtung gekommen, als bei starken aufsteigenden Strömen die Schließungserregung in Wegfall kam. Da derselbe Strom in absteigender Richtung, d. h. mit der Kathode nahe dem Muskel sehr wirksam war, so ist zu schließen, daß die auch bei aufsteigender Stromrichtung an der Kathode entstehende Erregung nur deshalb nicht sichtbar wird, weil sie nicht durch die zwischenliegende Anode zu dem Muskel gelangen kann. Bei Öffnung des Stromes schlagen die Veränderungen in das Gegenteil um: Die vorher kathodische Strecke wird untererregbar, eventuell sogar leitungsunfähig — siehe oben das Verschwinden der Öffnungserregung bei starken absteigenden Strömen.

Es sei hier noch ausdrücklich hervorgehoben, daß die Umstimmung, welche der Nerv durch einen konstanten Strom erleidet, nicht auf die Strecke beschränkt ist, die zwischen den zuleitenden Elektroden liegt, sondern sich über die ganze Länge des Nerven erstreckt, wenn auch um so schwächer, je entfernter von den Elektroden. Sie wird hervorgerufen durch eine eigentümliche Ausbreitung des Stromes in dem Nerven, wie sich durch Anlegung eines leitenden Bogens an eine beliebige Strecke nachweisen läßt. Diese Stromzweige haben überall die gleiche Richtung wie der zugeleitete. Man hat Grund zur Vermutung, daß die eigentümliche Verteilung bedingt ist durch den schon oben erwähnten faserigen bezw. konzentrisch geschichteten Bau der Nerven, um so mehr, als man an künstlich hergestellten Leitern ähnlicher Struktur genau dieselben Ausbreitungserscheinungen wahrnehmen kann. Man bezeichnet diese Ausbreitung des Stromes und die damit zusammenhängenden Umstimmungen als Elektrotonus.

Elektrische Erregung menschlicher Muskeln und Nerven. Die erregenden und umstimmenden Wirkungen des konstanten Stromes lassen sich auch an den Muskeln und Nerven des Menschen nachweisen und werden teils zu diagnostischen teils zu therapeutischen Zwecken benutzt. Die Methoden sind indessen etwas abweichende und daher auch die Resultate scheinbar nicht überall übereinstimmend mit den an isolierten Geweben gewonnenen. Da die Wirkung des Stromes eine polare und an den beiden Polen eine entgegengesetzte ist, so sucht man bei der ärztlichen Anwendung die nicht gewünschte Wirkung abzuschwächen bezw. ganz aufzuheben. Dies ist möglich, weil die Wirkung, wie bereits oben erwähnt, nicht von der Stromstärke, sondern von der Dichte abhängt. Macht man die Stromdichte an dem einen Pole klein, so kann man dort die physiologischen Wirkungen zum Verschwinden bringen. Man wählt daher die

Elektrode, deren Wirkung nicht gewünscht wird, möglichst großflächig und setzt sie entfernt von dem Körperteil auf, dessen Erregung oder Umstimmung beabsichtigt ist. Man nennt diese Elektrode die indifferente. Die wirksame oder differente Elektrode wird dagegen kleinflächig gewählt und möglichst nahe an den Teil des Körpers herangeführt, auf dessen Erregung oder Umstimmung es abgesehen ist. Handelt es sich um Erregungen, so bestimmt man mit Hilfe eines Milliampermeters die Stromstärke, bei welcher die erste eben merkliche Reaktion eintritt. Man findet dieselbe normalerweise als eine Zuckung (des gereizten Muskels, oder der vom gereizten Nerv versorgten Muskeln) auftretend bei der Schließung des Stromes in solcher Richtung, daß die differente Elektrode als Kathode wirkt. Diese Zuckung wird als Kathoden-Schließungszuckung (KSZ) bezeichnet und durch den Schwellenwert des Stromes gemessen, z. B. KSZ = 2 MA. Macht man die differente Elektrode zur Anode, so sollte man aus Analogie mit den Erscheinungen am ausgeschnittenen Froschpräparat erst bei relativ starken Strömen und dann erst bei der Öffnung einen Reizerfolg erwarten. Es zeigt sich dagegen unter normalen Bedingungen regelmäßig, daß bei Stromstärken, die nur wenig größer sind, als die zur Kathoden-Schließungs-Zuckung ausreichende, bereits eine Schließungserregung eintritt, die als Anoden-Schließungs-Zuckung (ASZ) zu bezeichnen ist.

Die Abweichung von der oben für das Froschpräparat aufgestellten Regel ist indessen nur eine scheinbare, bedingt durch den Umstand, daß es nicht möglich ist den zu erregenden Teil von seiner Umgebung zu isolieren, er vielmehr innerhalb des Körpers, eingehüllt von anderen leitenden Geweben, vom Strom durchflossen wird. Hierbei findet eine Ausbreitung des Stromes von der auf die Haut gesetzten Anode nach allen Richtungen statt, und die einzelnen Fasern des Muskels oder Nerven werden nicht nur der Länge nach, sondern auch quer und schräg durchströmt. Die Folge ist, daß in verhältnismäßig geringem Abstande von den Eintrittsstellen des Stromes in die Fasern (physiologische Anoden) sich auch wieder Austrittsstellen des Stromes (physiologische Kathoden) vorfinden, die bei der Schließung des einsteigenden Stromes wirksam werden. Der Erregungserfolg, der als Anodenschließungszuckung bezeichnet wird, ist also in Wirklichkeit nichts anderes als eine Kathodenschließungszuckung, deren physiologische Kathoden nur nicht so nahe an der differenten Elektrode und folglich im Bereiche einer etwas geringeren Stromdichte liegen als bei aussteigendem Strom. Damit ist die zu diesem Erfolge nötige etwas größere Stromintensität erklärt. Daß bei höheren Stromstärken auch Öffnungserregungen bezw. Schließungstetani auftreten, sei hier nur nebenbei erwähnt.

Die lebenden Gewebe als Quellen elektrischer Energie. Es ist von Wichtigkeit, daß die Ausbreitung und umstimmende Wirkung nicht nur für Ströme gilt, die von außen zugeleitet werden, sondern in genau gleicher Weise auch für solche, die innerhalb der lebenden Gewebe selbst entstehen. Zwei Veranlassungen sind hierfür bekannt, 1. partielle Schädigung der Gewebe und 2. Erregungsvorgänge.

Die infolge Schädigung eines Gewebes auftretenden Ströme, die Demarkations- oder Verletzungsströme finden sich in weiter Verbreitung, nicht nur bei tierischen, sondern auch bei pflanzlichen Geweben, und man darf mit Bestimmtheit erwarten, daß jede Zelle im stande ist, solche Ströme zu entwickeln. Die Ursache dieser Ströme ist höchst wahrscheinlich in der Ausgleichung von Konzentrationsunterschieden zu suchen. Es ist schon wiederholt darauf aufmerksam gemacht worden, daß die Konzentration der Salze bezw. ihrer Ionen innerhalb und außerhalb der Zellen eine ganz verschiedene ist. So lange die Zellen ihre osmotischen Eigenschaften ungeschmälert besitzen, kann ein Ausgleich nicht stattfinden. Geschädigte Zellen tauschen aber ihre Salze allmählich mit denen der Umgebung aus, was mit dem Auftreten von Konzentrationsströmen verbunden sein muß [1]). Leider ist es bei vielen Geweben nicht möglich, sie zur Untersuchung unverletzt aus dem Körper zu entfernen. Nerven können z. B. nur abgetrennt von ihren Ganglienzellen und ihrer Äste beraubt aus dem Körper entfernt werden. Sie zeigen daher stets solche Verletzungsströme. Dagegen gelingt es bei sorgfältiger Präparation Muskeln völlig unverletzt zu isolieren, und es zeigen sich dann bei beliebiger Anlegung der ableitenden Elektroden entweder keine oder äußerst schwache Spannungsdifferenzen. Einen solchen Muskel kann man nun jederzeit in einen elektromotorisch relativ kräftig wirkenden verwandeln, indem man ihn an einer Stelle quetscht, durchschneidet, über 50 Grad erhitzt oder anätzt. Alle diese Verletzungen dürfen nur partiell ausgeführt werden. Denn wird der ganze Muskel abgetötet, z. B. durch Behandlung mit heißem Wasser oder durch chemische Mittel, so läßt sich eine elektromotorische Wirksamkeit nicht mehr nachweisen.

Der Demarkations- oder Verletzungsstrom beruht demnach auf einem Gegensatz zwischen normaler und veränderter Muskel-Substanz, und zwar ist die Oberfläche des normalen Teils positiv gegen die des abgetöteten oder doch geschädigten Teils. Verbindet man beide durch einen leitenden Bogen, so geht ein Strom in dem Bogen von dem unverletzten zum verletzten Teil, im Gewebe natürlich in umgekehrter Richtung. Es bedarf nicht der Erwähnung, daß die Entwicklung eines Stromes nicht von der Anlegung eines Leiters abhängig ist; die Gewebe sind ja überall mit leitenden

[1]) Eine ähnliche, wenn auch im einzelnen abweichende Vorstellung hat Oker-Blom entwickelt A. g. P. 84, 1901, 191.

Flüssigkeiten durchtränkt, die bei der Abgleichung der Spannungen als innere Schließungen wirken. Die Verletzungsströme sind andauernd, wenn auch mit veränderlicher Intensität. Unmittelbar nach dem Eintritt der Verletzung ist der Strom noch nicht in voller Stärke entwickelt, bildet sich jedoch rasch aus, um dann allmählich wieder abzunehmen; doch kann es beim Muskel Stunden und Tage dauern, bis er erlischt. Vgl. Hermann, Handbuch I, 195, 237.

Infolge der inneren Abgleichung des Verletzungsstroms ist es nur möglich, einen Teil desselben nach außen abzuleiten, und ebenso wird die Messung seiner elektromotorischen Kraft niemals den vollen Wert derselben ergeben können, sondern nur jene Spannungsdifferenz, die zwischen den zur Ableitung gewählten Punkten des inneren Leiterkreises besteht. Unter günstigsten Umständen ist die Spannung gleich 0,075 Volt gefunden worden. Vgl. du Bois-Reymond, A. f. A. u. P. 1867, 431. Starke Verletzungsströme können nur beobachtet werden an Geweben, die aus langen und parallelen Fasern bestehen.

Die zweite Veranlassung zum Auftreten elektrischer Ströme in lebenden Geweben ist deren Erregung. Die Oberfläche des unerregten Teiles zeigt positive Spannung, die des erregten Teils negative, welche Spannungsdifferenz wieder zu Strömen Anlaß gibt, die in der leitenden Gewebsflüssigkeit, eventuell in angelegten Leitern auftreten. Diese Ströme sind außerhalb des Gewebes von dem unerregten gegen den erregten Teil, im Innern entgegengesetzt gerichtet. Man nennt diese Ströme Erregungs- oder Aktionsströme. Ihre Existenz ist ein Ausdruck der Tatsache, daß eine Muskel- oder Nervenfaser nicht mit allen Teilen gleichzeitig in die Erregung eintritt, sondern von ihr wie von einer Welle durchlaufen wird. Legt man 2 Elektroden a und b derart an das unverletzte Gewebe an, daß a den zuerst von der Erregung ergriffenen Teil berührt, so nimmt man zuerst einen kurzdauernden Strom wahr, der im abgeleiteten Kreise von b nach a fließt. Kurze Zeit darauf gelangt die Erregung auch an die zweite Elektrode und da nun beide sich in gleichem Zustand befinden, hört die eben beobachtete Spannungsdifferenz wieder auf. Schließlich wird aber die Stelle bei a früher aus der Erregung heraustreten, und so wird im abgeleiteten Kreise ein Strom nachweisbar werden, der von a nach b gerichtet ist. Diese durch eine kurze stromlose Pause getrennten entgegengesetzt gerichteten Stromstöße werden als die beiden Phasen des Aktionsstroms unverletzter Gewebe bezeichnet.

Pflanzt sich die Erregung mit genügender Langsamkeit fort, wie z. B. in den Herzen der Amphibien, so kann man die beiden entgegengesetzten Phasen im Kapillarelektrometer direkt beobachten, wie das oben S. 66 geschehen ist. Das Galvanometer ist dagegen in der Regel zu träge, namentlich gegenüber dem raschen Erregungsablauf in Skelettmuskeln oder Nerven.

Die schnell aufeinanderfolgenden und entgegengesetzt gerichteten schwachen Anstöße werden sich dann aufheben, ohne daß es zu einer merklichen Bewegung des Instrumentes kommt.

Indessen kann auch das trägste Instrument den elektrischen Tätigkeitsäußerungen folgen, wenn man tetanische Reizung anwendet und von zwei Stellen ableitet, die sich in ungleich starkem Erregungszustand befinden. Dieser Zustand tritt an längere Zeit ausgeschnittenen Muskeln von selbst ein; die Erregung pflanzt sich von ihrer Ausgangsstelle nur unvollkommen oder gar nicht mehr auf die benachbarten Querschnitte fort. Man erhält daher einen mehr oder weniger stark ausgeprägten ständigen Gegensatz zwischen einem stark und einem schwach erregten Teil des Muskels. Statt diesen Zustand abzuwarten, kann man ihn auch sofort herbeiführen, indem man einen Teil des Gewebes schädigt und ihn dadurch zur Aufnahme der Erregung unfähig macht. Dabei entwickelt sich allerdings ein Verletzungsstrom; durch denselben wird aber die Beobachtung des ihm entgegen gerichteten tetanischen Aktionsstromes nicht beeinträchtigt, da sich beide algebraisch summieren. Man nennt die Beobachtung des Aktionsstroms in der letzten Form, als zeitweilige Verminderung bezw. Aufhebung des Verletzungstromes, „negative Schwankung".

Endlich kann man den Froschnerv selbst als Indikator für den Ablauf der Aktionsströme benützen, indem man ihn an das Gewebe anlegt, dessen elektrische Änderungen beobachtet werden sollen. Er bildet dann einen ableitenden Bogen für die in dem Gewebe entstehenden Ströme und gerät dadurch selbst in Erregung, so daß nun auch der zu ihm gehörige Muskel in Tätigkeit tritt. Man nennt diese Art der Erregung eines Muskels sekundäre Zuckung bezw. Tetanus. Besonders wirksam ist das Verfahren, den Nerv des sekundären Muskels an den verletzten primären anzulegen und diesen letzteren nun von seinem Nerven aus in tetanische Erregung zu versetzen. Es gerät dann auch der sekundäre Muskel leicht in kräftigen Tetanus und zeigt hierdurch an, daß das, was als negative Schwankung im Galvanometer zur Beobachtung kommt, aus einem oszillierenden Vorgang besteht, der nur von dem trägen Galvanometer nicht in die einzelnen Stöße aufgelöst werden kann. Der diskontinuierlichen Erregung des Nerven durch Wechselströme entspricht somit auch ein diskontinuierlicher Vorgang im Muskel.

Das Auftreten der Erregungsströme in den Geweben ist ein für den Physiologen höchst wertvolles Zeichen ihrer Tätigkeit, durch das eine Beobachtung auch dann möglich ist, wenn sonstige Erregungserscheinungen nicht zur Verfügung stehen. Unabhängig von der Mitwirkung von Erfolgsorganen kann mit Hilfe der Aktionsströme des Nerven sein doppelsinniges Leitungsvermögen aufgezeigt, die Leitungsgeschwindigkeit gemessen werden u. a. m., vgl. Gotch und Burch, Proc. R. S. **63**, 1888, 300.

Das Auftreten der Aktionsströme im Nerven ist ferner gegenwärtig der einzige, allerdings schwerwiegende Beweis, daß die Leitung der Erregung mit Energieverlust verknüpft ist. Denn da die Aktionsströme sich im Körper überall hin verbreiten und dort chemische Änderungen sowie Erwärmungen herbeiführen, ist jede Erregungswelle des Nerven mit einer Arbeitsleistung verknüpft, die nur auf Kosten seines Energiegehaltes bestritten werden kann. Am Nerven selbst sind Zeichen chemischer Änderungen infolge der Tätigkeit oder Erwärmungen bisher nicht nachweisbar gewesen, vgl. Rolleston, J. of. P. **11**, 1898, 208. Daraus ist aber nur zu folgern, daß die Änderungen, die stattfinden müssen, sehr klein sind.

Die Erregungsströme, von denen bisher die Rede war, stellen geringfügige Leistungen dar gegenüber den elektrischen Entladungen, zu denen gewisse Fische (Raja, Torpedo, Malapterurus, Gymnotus) befähigt sind. Während bei Muskel, Nerv und Drüsenzelle die Erregungsströme gewissermaßen nur ein Nebenprodukt darstellen, bilden sie bei den elektrischen Organen dieser Tiere die wesentliche Leistung. Wie Babuchin und Engelmann gefunden haben (s. Garten, Leipz. Abh. **25**, 1899, 253), werden die elektrischen Organe als Muskelfasern angelegt, erfahren aber in der späteren Embryonalentwickelung eine Umbildung, bei der die elektrische Wirksamkeit auf Kosten der Kontraktilität eine gewaltige Ausbildung erfährt. Von Schönlein (Z. f. B. **31**, 1894, 449; **33**, 1896 408) sind bei Torpedo Schläge von 34 Volt Spannung beobachtet worden. Die Entladung des Organs steht unter der Herrschaft des Nervensystems.

Zwölfter Teil.

Besondere Erscheinungen an einzelnen Teilen des Nervensystems.

Bei den bisherigen Betrachtungen über die Eigenschaften der Nerven wurde stillschweigend vorausgesetzt, daß sich alle Nerven im wesentlichen gleichartig verhalten. Dies ist im allgemeinen wohl der Fall, doch darf nicht übersehen werden, daß zum Teil recht erhebliche Verschiedenheiten zutage treten. So ist oben bereits auf die großen Unterschiede in der Leitungsgeschwindigkeit verschiedener Nerven hingewiesen worden. Man darf wohl annehmen, daß solche Verschiedenheiten sich nicht nur zwischen den Nerven verschiedener Tierspezies, sondern auch innerhalb eines Individuums finden. Die sehr niedrigen Werte, die Nikolai (A. g. P. **85**, 1901, 65) für das Leitungsvermögen des Olfactorius des Hechtes gefunden hat, können kaum für die Bewegungsnerven desselben Tieres gelten. Dagegen soll nach Engelmann (A. f. P. 1901, 10) die Leitung in den marklosen Nerven der Froschkornea ebenso rasch vor sich gehen, wie im Ischiadicus. Zur abschließenden Beurteilung dieser Frage liegen noch zu wenig Versuche vor.

Etwas mehr ist über ungleiche Empfindlichkeit gegen Reize bekannt. So reagieren bei Reizung der Extremitätennerven die Beuger leichter als die Strecker (Rollet, Wien. Sitzber. **70**, **71**, **72**, 1874—76). Ähnliche Unterschiede bestehen zwischen den Schließern und Öffnern der Stimmritze bei Reizung des Laryngeus inferior (Hooper, New York med. Journ. Nov. 1888), der Scherenmuskeln des Krebses bei Reizung ihrer Nerven (Biedermann, Wien. Sitzber. **95**, 1887, 8). Allerdings scheint die ungleiche Reizbarkeit schon den antagonistischen Muskeln zuzukommen, doch ist damit nicht ausgeschlossen, daß sie auch für die betreffenden Nerven gilt. Sehr genau bekannt ist das verschiedene Verhalten der gefäßverengenden und der gefäßerweiternden Nerven des Ischiadicus bei Hund und Katze (Ostrou-

moff, A. g. P. **12**, 1876, 219; Bowditch u. Warren, J. of P. **7**, 1886, 416). Seit langem bekannt ist ferner, daß die Nerven der glatten Muskeln nicht so leicht auf Wechselströme ansprechen, als die Nerven der Skelettmuskeln, und auch hier ist es unwahrscheinlich, daß diese Unterschiede nur auf Rechnung der Erfolgsorgane zu setzen sind, namentlich angesichts der Angabe, daß sekretorische und vasomotorische Nerven auf konstante Ströme kaum reagieren, Empfindungsnerven nicht oder nur schwierig auf chemische Reizung. Grützner, A. g. P. **17**, 1878, 242; Groves, J. of P. **14**, 1893, 221.

Zentrifugale und zentripetale Nerven. Besonders wichtige Unterschiede zeigen sich in den Leistungen der Nerven je nach der Art der Nervenzellen, zu denen sie gehören. Man muß nach dem embryonalen Ursprung unterscheiden zwischen Zellen des Primitivrohres und Zellen der Ganglienleiste. Erstere zerfallen wieder in Zellen, welche durch Achsenzylinderfortsätze mit der Peripherie in Verbindung stehen (Vorderhornzellen) und in Zellen, deren Fortsätze ganz im Zentralnervensystem bleiben (Strangzellen). Aus den Zellen der Ganglienleiste entstehen erstens die Spinalganglienzellen mit bipolaren bezw. T-förmigen Fortsätzen und die vielgestaltigen sympathischen Zellen, welche von dem Orte ihrer Entstehung überallhin in die Gewebe auswandern.

Die Zelle mit ihren Ausläufern, inklusive dem Achsenzylinderfortsatz, bildet die Nerveneinheit oder das Neuron. Der kernhaltige Teil des Neuron, die sog. Ganglienzelle ist für sich existenzfähig, nicht jedoch die abgetrennten Fortsätze. Man nennt daher den Leib der Ganglienzelle das trophische Zentrum des Neuron. Wird ein Neuron irgendwo durchtrennt, so degeneriert das kernlose Stück. Man vergleiche dagegen Bethe, Arch. f. Psychiatrie **34**, 1902.

Die Unterschiede in den Leistungen, die zwischen den Nerven der Spinalganglien einerseits, den Nerven der Vorderhornkerne anderseits bestehen, treten am reinsten zutage, wenn man die Nerven der einen Art für einen bestimmten Körperabschnitt ausschaltet, was sich durch eine Durchschneidung einer oder mehrerer Rückenmarks-Wurzeln erreichen läßt.

Durchtrennt man z. B. an einem Frosche die sämtlichen dorsalen Wurzeln, die zu einer unteren Extremität gehen, so läßt sich folgendes beobachten:

1. Reizung der Haut des Tieres irgendwo am Körper — mit Ausnahme der Haut des betreffenden Gliedes — erzeugt Bewegungen, die sich über den ganzen Körper, einschließlich des Gliedes mit durchschnittenen Hinterwurzeln erstrecken können.

2. Reizung der Haut des betreffenden Gliedes ist nicht von Bewegungen gefolgt, es sei denn, daß so starke Reize angewendet werden,

daß die unterhalb befindlichen Nerven oder Muskeln direkt getroffen werden. Im letzteren Falle beschränken sich die Bewegungen auf das gereizte Glied.

3. Legt man einen gemischten Nerven des betreffenden Gliedes frei, durchschneidet und reizt ihn, so erhält man vom peripheren Stumpf Bewegungen in dem Gliede, von dem zentralen Stumpfe keinerlei Bewegungen.

Diese Versuche zeigen, daß nach Durchtrennung der dorsalen Wurzeln zwar ein Überfließen von Erregungen aus dem Rumpf in das Glied (zentrifugal), aber nicht mehr aus dem Gliede in den Rumpf (zentripetal) möglich ist.

Durchtrennt man anderseits die ventralen Wurzeln des Gliedes, so findet man:

1. auf Reizung der Haut des Gliedes Bewegungen im ganzen Körper mit Ausnahme des Gliedes;

2. auf Reizung der Haut sonstwo am Körper keine Bewegungen im Gliede, wohl aber anderwärts;

3. auf Reizung eines gemischten Nerven des Gliedes sowohl lokale wie ausgebreitete Bewegungserfolge.

Hier ist also umgekehrt die zentrifugale Ausbreitung der Bewegungsimpulse gehindert, nicht die zentripetale. Dieser von Johannes Müller (Handbuch der Physiologie des Menschen, Coblenz, 1844, I, 560) ausgeführte Versuch beweist, daß die von Ch. Bell zuerst ausgesprochene Annahme im allgemeinen zutreffend ist, wonach die dorsalen Wurzeln aus zentripetal leitenden Fasern, die ventralen aus zentrifugal leitenden bestehen. Man spricht daher kurzweg von zentrifugalen und zentripetalen Nerven.

Wenn hier gesagt ist, daß die Übertragung von Erregungen nur in einer Richtung stattfindet, so widerspricht dies nicht der früheren Angabe über das doppelsinnige Leitungsvermögen der Nervenfasern. Denn es handelt sich hier nicht um die Frage, wie eine im Verlauf des Nerven gesetzte Erregung sich in diesem ausbreitet, sondern wie sie sich überträgt auf jene Gewebselemente, mit denen der Nerv in der Peripherie bezw. im Zentrum in Verbindung steht. Das Ergebnis wird hier nicht nur abhängen von den Eigenschaften des Nerven, sondern auch von dem der anstoßenden Elemente, sowie von der Beschaffenheit der Verbindungsstücke zwischen beiden. Wenn demnach trotz des doppelsinnigen Leitungsvermögens der Nerven die Erregungen in allen Wurzelfasern immer nur in einer Richtung weitergehen können, so müssen die Schaltstücke zwischen den einzelnen Nervenelementen bezw. zwischen den Nerven und ihren Anhangsgebilden so beschaffen sein, daß sie nur in einer Richtung die Erregung hindurchtreten lassen. Diese Einseitigkeit der Leitung ist wahrscheinlich in ähnlicher Weise zu verstehen, wie die künstlich bewerkstelligte Irreziprozität der Leitung am Muskel, die S. 74 und 256 erwähnt wurde.

Da die gesamten peripheren Nerven des cerebrospinalen Systems sich aus Wurzelfasern zusammensetzen, so sind sie entweder nur aus ventralen Wurzelfasern bestehend und dann zentrifugal leitend, oder sie entstammen den dorsalen Wurzeln und leiten zentripetal, oder sie sind endlich gemischter Natur. Über eine beachtenswerte Ausnahme von dieser Regel vgl. oben S. 95.

Die Reflexbewegungen und die Reflexzeit. Die Versuche mit Durchschneidung von Rückenmarkswurzeln lehren, daß die auf Reizung eines gemischten peripheren Nerven auftretenden Bewegungen von zweierlei Art sein können. Entweder entstehen sie aus Erregungen, die von zentrifugalen Fasern auf die zugehörigen Muskeln übertragen werden; diese Reaktion ist immer lokaler Natur; oder die Erregung gelangt auf dem Wege der zentripetalen Fasern in das Rückenmark, wo sie auf zentrifugale Bahnen übergeleitet wird, wobei eine große Mannigfaltigkeit von Bewegungen zutage treten kann. Der letztere Vorgang wird als Zurückwerfung der Erregung bezeichnet oder als Reflex.

Hier drängt sich nun vor allem die Frage auf, ob die Überleitung im Rückenmark von der zentripetalen auf die zentrifugale Bahn in derselben Weise vor sich geht, wie die Leitung in der peripheren Nervenfaser. Man wird also zu untersuchen haben, ob die Erregungs- und Leitungserscheinungen innerhalb dieser Bahnen übereinstimmen mit den für die peripheren Nerven erkannten Regeln. Hierzu eignet sich das Verfahren, das oben zur Bestimmung der Leitungsgeschwindigkeit der Erregung im peripheren Nerven benützt wurde, mit der einzigen Änderung, daß man den Reiz auf einen zentripetalen Nerven wirken läßt, der die Erregung durch Vermittlung des Rückenmarks auf den schreibende Muskel überträgt. Folgendes in Fig. 48 schematisch dargestellte Präparat ist hierzu verwendbar. Man trennt an einem Frosche das Rückenmark durch einen Schnitt von dem Gehirn, ein Eingriff, durch den die Reflexe an Sicherheit und Regelmäßigkeit gewinnen (s. u.). Hierauf wird der Ischiadicus am Oberschenkel freigelegt, seine beiden Äste in der Kniekehle durchschnitten, aus der Wunde hervorgeholt und über ein Paar Nadelelektroden gelegt. Die Sehne des M. triceps femoris wird von denen der benachbarten Muskeln getrennt und durch einen Faden mit dem Schreibhebel verbunden. Werden nun die zentralen Stümpfe der durchschnittenen Nerven

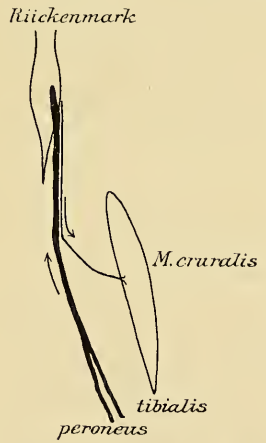


Fig. 48. Schema für den Reflexversuch am Frosch. Auf Reizung der proximalen Stümpfe der Nn. peroneus und tibialis erfolgt Bewegung im M. cruralis.

gereizt, so erhält man eine reflektierte Zuckung im Triceps, deren zeitlicher Abstand von dem Reizmoment (Latenzzeit, hier besser als Reflexzeit zu bezeichnen) in bekannter Weise bestimmt wird. Der Versuch ergibt folgendes Resultat:

Bei Reizung mit Einzelschlägen (Rollenabstand 0) findet sich eine Reflexzeit von 0,09 sec, bei Reizung mit 250—500 mal schwächeren tetanisierenden Strömen (Rollenabstand 20—25 cm) dagegen 0,16 —0,3 sec.

In einem anderen Versuche dieser Art ergab die Einzelreizung mit Rollenabstand 0 keinen Reflex, während bei Reizung mit Wechselströmen von 250fach geringerer Intensität (Rollenabstand 20 cm) in 0,14 sec nach Beginn der Reizung die reflektierte Bewegung eintrat.

Betrachtet man nur die erste Reflexzeit von 0,09 sec, so entfällt auf die etwa 10 cm lange Nervenstrecke von der Reizstelle am zentralen Stumpf des durchschnittenen Ischiadicus kurz oberhalb der Kniekehle bis zum Rückenmark und von dort wieder zurück zum Triceps — als Leitungsgeschwindigkeit die Zahl von 25 m/sec angenommen — die Zeit von 0,004 sec. Rechnet man eine Zeit von 0,01 hinzu für die Latenzzeit des Muskels, so erhält man 0,014 als Summe der voraussichtlich in der Peripherie verbrauchten Zeiten. Es bleiben somit noch 0,076 sec für den Übertritt der Erregung von der dorsalen auf die ventrale Rückenmarkshälfte zur Verfügung.

Frägt man, wo wohl diese Verzögerung des Leitungsvorganges ihren Sitz haben mag, so eröffnen sich zwei Möglichkeiten. Sie könnte im Spinalganglion stattfinden, oder in jenem Teil des Rückenmarks, wo die Erregung von den dorsalen Nervenwurzeln auf die Vorderhornzellen übertragen wird.

In bezug auf diese beiden Möglichkeiten kann eine bestimmte Entscheidung nicht getroffen werden. Über die Leitung durch das Spinalganglion existieren Versuche von Exner (Monatsber. Berlin. Akad. 1877) und Gad und Joseph (A. f. P. 1889, 199), welche zu entgegengesetzten Resultaten kommen, aber auch infolge ihrer methodischen Eigenart eine Beurteilung schwer gestatten. Gegen eine verzögernde wie überhaupt gegen eine maßgebende Beteiligung der Spinalganglienzellen an dem Leitungsvorgang sprechen indes neuere Versuche von Bethe (Biol. Zentralbl. 18, 1898, 843) und Steinach (A. g. P. 78, 1899, 291). Bethe zeigte, daß man bei Carcinas moenas einen dem Spinalganglion analogen Nervenknoten entfernen kann, ohne die Leitung zu stören, solange der T-förmige Fortsatz der Zellen erhalten bleibt. Da nun der T-förmige Fortsatz einer Spinalganglion-Zelle nichts anderes ist, als die Vereinigung zweier markhaltiger Nervenfasern zu einer einzigen, die Versuche von Kühne aber gezeigt haben, daß eine Isolation der Erregung innerhalb der Fibrillen eines Achsenzylinders nicht möglich ist, so muß erwartet werden, daß eine aus der Peripherie an-

kommende Erregung von dem distalen Zweig des T auf den proximalen übergeht, sobald sie bis an den Winkel des T gelangt ist. Daß hierbei eine wesentliche Verzögerung stattfinden sollte, muß als unwahrscheinlich bezeichnet werden.

Es bleibt somit als wahrscheinlicher Grund für die auffällige Verlängerung der Reflexzeit eine Erschwerung des Übertritts der Erregung von der dorsalen auf die ventrale Rückenmarkshälfte. Nimmt man die Entfernung der beiden Wurzeln beim Frosche zu 1 mm an, so entfällt auf diese kurze Strecke eine Zeit von 0,076 sec und eine Leitungsgeschwindigkeit von 15 mm/sec, d. h. eine Geschwindigkeit, welche ungefähr tausendmal kleiner ist, als die im Nerven. Voraussichtlich ist aber die Strecke, in welcher die Verzögerung stattfindet, noch wesentlich kürzer, da in den Ästen und Kollateralen der Nervenfasern eine andere Leitungsgeschwindigkeit kaum anzunehmen ist. Man darf wohl voraussetzen, daß überall dort, wo die Leitung dem Wege einer Fibrille folgt, die Leitungsgeschwindigkeit annähernd konstant bleibt. Dann würde die ganze Verzögerung auf das Schaltstück zwischen dem Ende des zentripetalen und dem Anfang des zentrifugalen Neuroms zu beziehen sein. Wie es nach den Untersuchungen Helds (A. f. A. 1897, 204 und 273) scheint, ist dieses Stück sehr kurz. Für gewisse Zusammenhänge ist kaum zu bezweifeln, daß die Ausläufer eines Nervenelementes mit dem Protoplasma eines zweiten verwachsen, ähnlich wie der Nerv durch seine Endplatte oder Verästelung mit dem Muskel. Es bliebe dann für die Erregung nur ein kurzes Stück des Zellkörpers von der Oberfläche bis zur nächsten Fibrille durch eine Querleitung zu durchsetzen. Wie nun bei dem Übertritt der Erregung vom Nerv auf den Muskel eine Verzögerung eintritt, so auch hier. Nimmt man den fraglichen Abstand zu 10 Mikren an, so verwandelt sich die Leitungsgeschwindigkeit in ihm auf ein 100000stel von der im Nerven. Es wird daher zweckmäßig sein, innerhalb der Reflexzeit, d. h. der Zeit zwischen dem Moment des Reizes und dem Eintritt der reflektierten Bewegung zu unterscheiden eine Leitungszeit, die zur Leitung der Erregung in den markhaltigen und marklosen Bahnen der Nerven des Reflexbogens verbraucht wird und eine Übertragungszeit für den Übertritt der Erregung von dem zentripetalen Neuron auf das zentrifugale.

Nach den Ergebnissen des Versuches kann es nicht zweifelhaft sein, daß es sich bei diesem Übertritt nicht um einen gewöhnlichen Leitungsvorgang, sondern um einen Prozeß besonderer Art handelt. Darauf deutet in besonders eindringlicher Weise die weitere Beobachtung, daß eine Reihe von Reizen, von denen jeder einzelne ganz unwirksam ist, doch einen Erfolg herbeiführen kann, der allerdings später eintritt als bei Anwendung eines einzigen sehr starken Reizes. Es muß also der an sich unwirksame Einzelreiz eine Veränderung im Rückenmark zurücklassen, die, von weiteren derartigen Einwirkungen unterstützt, schließlich eine Erregung in

den zentrifugalen Bahnen hervorruft. Man bezeichnet den Vorgang der Aufstapelung von im einzelnen unwirksamen Reizen als Summation. Wie die Versuche von Stirling und Ward (Leipz. Ber. 1875, 372; A. f. P. 1880, 72) gezeigt haben, findet dieselbe selbst dann noch statt, wenn die einzelnen Reize durch Pausen von einer Sekunde von einander getrennt sind.

Bezüglich der Reflexzeit sind noch folgende Abhängigkeiten nachgewiesen:

Die Reizstärke hat einen sehr erheblichen Einfluß. Mit wachsendem Reiz nimmt die Reflexzeit ab. Dies gilt nicht nur für den Fall der Summation, sondern auch für wirksame Einzelreize.

Bei Fröschen und wohl auch bei anderen Kaltblütern sind die Reflexe bei niederer Temperatur, d. h. zwischen 0 und 10° C lebhafter und leichter auszulösen. Dies gilt schon bei kurzdauernder Abkühlung namentlich aber wenn die Tiere längere Zeit in kühler Umgebung verweilen, vgl. Biedermann, A. g. P. **80**, 1900, 408. Über ähnliche Erscheinungen am peripheren Nerven s. o. S. 263.

Von großer Bedeutung für die Reflexzeit ist die Wahl der zentripetalen Bahn. Man verdankt Exner und Lombard zwei ausgezeichnete Beispiele für den Satz, daß ein und dieselbe Bewegung ganz verschiedener Auslösungszeiten bedarf, je nach der Bahn, durch welche sie hervorgerufen wird.

Im Jahre 1874 zeigte Exner (A. g. P. 8, 1874, 526), daß der Blinzelreflex durch einen optischen Reiz hervorgerufen, eine Reflexzeit von 0,217 Sek., bei taktiler Auslösung dagegen von 0,058 bezw. 0,066 Sek. besitzt, je nach der Stärke des Reizes. Analoge Verhältnisse fand Lombard (Americ. Journ. of med. Sc. 1887) für die als Kniereflex bekannte Streckbewegung des Beines. Bei der gewöhnlichen Auslösung durch Schlag auf das Ligamentum patellae war die Reflexzeit 0,07 Sek. bei Auslösung durch elektrische Reizung der Haut über dem Knie, also Reizung der Schmerznerven, 0,25 Sek. Gegenüber diesen Erfahrungen muß man entweder annehmen, daß die Endigungen der zentripetalen Neuronen an verschiedenen Punkten der fraglichen Vorderhornzellen angreifen und daher ungleich befähigt sind, deren Erregung einzuleiten, oder daß der Reflexbogen in beiden Fällen aus einer verschieden großen Zahl von Neuronen zusammengesetzt ist, und zwar aus einer um so größeren je länger die Reflexzeit ist. Diese Annahme würde namentlich angesichts der langen Dauer des optischen Blinzelreflexes einer anatomischen Wahrscheinlichkeit nicht entbehren.

Ähnliche Verhältnisse finden sich bei den Reaktionen, worunter man die Beantwortung von Sinnesempfindungen durch Bewegungen versteht. Bei Ausführung stets derselben verabredeten Bewegung findet sich die Reaktionszeit um ein Beträchtliches länger bei Lichtreaktionen, als bei

Schall- und Druckreaktionen; man kann für erstere durchschnittlich eine Dauer von 0,2—0,3 Sek., für letztere 0,1—0,2 Sek. annehmen. Verstärkung des Reizes hat einen verkürzenden Einfluß wie bei den Reflexen, doch nur in geringem Grade. Maschinenmäßig oder gedankenlos ausgeführte Reaktionen nähern sich dem Charakter von Reflexen und zeigen dann auch eine kürzere Reaktionszeit (muskuläre Reaktion) als wie bei vollständigem oder unverkürztem Ablauf (sensorielle Reaktion). Dem Unterschiede zwischen diesen beiden Formen ist oben dadurch Rechnung getragen, daß als Durchschnittswerte für die Dauer der Reaktion je zwei Zahlen angegeben sind. Die Unterschiede betragen eben rund 0,1 Sek.; vgl. Külpe, Grundriß der Psychologie, Lpzg. 1893, S. 421.

Charakter der Reflexbewegungen; reflektorischer Tonus. Der große Spielraum, der einer Reflexbewegung in bezug auf den Zeitpunkt ihres Eintrittes gewährt ist, gilt ebenso für ihre Dauer. In Gegensatz zum typischen Ablauf einer vom zentrifugalen Nerven aus eingeleiteten Zuckung, ist die Reflexbewegung der verschiedenartigsten Variationen fähig, sowohl nach Intensität als nach Dauer, wie überhaupt nach dem gesamten zeitlichen Ablauf der Bewegung. Insbesondere muß es als eine Eigenart der Reflexe bezeichnet werden, daß sie häufig nicht in einem Zuge ablaufen, sondern in einzelne Bewegungsanstöße zerfallen, welche nicht selten einen periodischen Charakter annehmen. Die Reflexbewegungen haben demnach vielfach Ähnlichkeit mit den am unversehrten Tiere zu beobachtenden Bewegungen und es entsteht die Frage, ob es unter allen Umständen möglich ist, den Umfang einer Reflexbewegung scharf zu umgrenzen und Verwechslungen mit andersartigen Bewegungen zu entgehen. Hierbei kommen natürlich nur solche Bewegungen in Betracht, die an dem zu Reflexversuchen vorgerichteten Froschpräparat zu erwarten sind, d. h. an einem Präparat, bei welchem durch einen Schnitt dicht unter dem verlängerten Mark das Rückenmark vom Gehirn abgetrennt ist.

Täuschungen könnten aus zweierlei Quellen entstehen. Erstens könnte das Rückenmark aus eigenen Stücken Bewegungen in den Muskeln hervorringen, und zweitens könnten mit dem absichtlich hervorgerufenen Reflexe andere nicht beabsichtigte in Wettstreit treten.

Was den ersten Verdacht betrifft, so kann derselbe als unbegründet angesehen werden. H. E. Hering hat nämlich, A. g. P. **54**, 1893, 614, gezeigt, daß ein Rückenmarks-Frosch, dem sämtliche dorsalen Wurzeln durchnitten sind, vollständig bewegungslos verharrt, solange nicht dem zentralem Stumpf einer Wurzel Reize zugeführt werden. Diese Bewegungslosigkeit wird selbst dann nicht unterbrochen, wenn durch Kälte, Strychnin- oder Pikrotoxinvergiftung die Erregbarkeit des Rückenmarks möglichst gesteigert ist. Die Furcht, daß die Beobachtung der Reflexbewegung durch sogenannte spontane, d. h. aus inneren Gründen ent-

stehende Bewegungen gestört werden könnte, darf daher als unbegründet aufgegeben werden, wenigstens soweit es sich um die quergestreifte Muskulatur handelt.

Viel berechtigter ist der zweite Einwand. Es ist in der Tat kaum möglich bei einem Reflexpräparat von guter Empfindlichkeit von einem völligen Fehlen jedes Reflexes vor der Zuleitung des beabsichtigten Reizes zu sprechen. Schon durch die Haltung des Körpers, durch die Wirkung der Schwere und die Art der Unterstützung und Unterlage werden Reize geschaffen, welche zu einer gewissen Tätigkeit der Muskulatur führen, so daß die durch den Experimentator herbeigeführte Reflexbewegung wohl niemals eine vollständig ruhende Muskulatur vorfindet.

Von diesen beständig vorhandenen reflektorisch ausgelösten Innervationen kann man sich am einfachsten Anschauung verschaffen, indem man ein empfindliches Reflexpräparat, dem vorher der Plexus ischiadicus einer Seite oder die ventralen Wurzeln eines Hinterbeines durchschnitten sind, am Oberkiefer aufhängt. Man sieht dann, daß die beiden Beine in verschiedener Weise herabhängen, das gelähmte lediglich der Schwere folgend, das nicht gelähmte in seiner Haltung deutlich beeinflußt von der gespannten Muskulatur, durch welche es nach rückwärts gestreckt, seine Zehen gespreizt und die Pfote dorsal flektiert werden. Man nennt diese beständige und schwache Innervation der Skelettmuskeln ihren Tonus. Daß derselbe durch zentripetale Reize vermittelt wird, folgt aus der Bewegungslosigkeit und Schlaffheit nach Durchschneidung der hinteren Wurzeln. Woher die Reize stammen, läßt sich nicht mit voller Sicherheit angeben, doch ist wahrscheinlich, daß viele zentripetale Leitungswege daran beteiligt sind. Nach Mommsen, A. p. A. **101**, 1885, 22, schwindet der Tonus nicht, wenn man das Präparat enthäutet, woraus zu schließen ist daß die fraglichen Reize jedenfalls nicht ausschließlich aus der Haut stammen. Es ist in der Tat auch aus ärztlichen Erfahrungen wahrscheinlich, daß die zentripetalen Nerven der Gelenke, Bänder, Sehnen, Muskeln und des Periosts, kurz der Bewegungsapparate an diesem Tonus in hohem Maße beteiligt sind. Pathologische Veränderung in diesen Bahnen führt auch ohne Änderung der Hausensibilität zu auffallenden Störungen im Gebiete der tonischen Reflexe, indem dieselben entweder aufgehoben oder erhöht sind, wobei es im letzten Falle leicht zu sog. spastischen Kontrakturen kommt.

Man wird also damit zu rechnen haben, daß jede künstlich eingeleitete Reflexbewegung sich im allgemeinen vermischen wird mit den stets vorhandenen tonischen Innervationen der Muskeln. Da aber letztere in der Regel andauernder Art sind, so dürfte eine Entscheidung darüber, ob eine bestimmte Bewegung auf Rechnung des zugeführten Reizes zu setzen sei oder nicht, meist ohne große Schwierigkeit zu treffen sein.

Umschriebene und ausgebreitete Reflexe, Bahnung und Hemmung. Auf S. 281 ist gezeigt worden, daß die Stärke des Reizes für die Latenzzeit von Bedeutung ist. Ähnliches gilt für die Dauer der Bewegung, sowie für die Anzahl der Muskeln, welche in Tätigkeit treten. Beschränkt man sich zunächst auf ganz schwache Reize, so beobachtet man, daß die ausgelöste Bewegung in der Regel ganz umschrieben bleibt und nur solche Muskeln ergreift, deren Nerven ungefähr aus demselben Abschnitt des Rückenmarks entspringen, in welchen die gereizten zentripetalen Fasern einmünden. Die Bewegung ist ferner beschränkt auf die gereizte Seite. Es ist dies der sog. gleichseitige Niveaureflex. Es ist selbstverständlich, daß hier unter Niveau nicht eine mathematische Ebene des Rückenmarks verstanden ist. Durch die anatomischen Untersuchungen der letzten Jahrzehnte ist bekannt, daß eine in das Rückenmark eintretende zentripetale Faser sich zunächst gabelt, im Hinterstrang ihrer Seite einen Ast nach abwärts, den anderen nach aufwärts schickt, die ihrerseits unter Abgabe von sog. Kollateralen mit mehreren Segmenten des Rückenmarks Verbindungen eingehen.

Es wird also entsprechend der Länge der auf- und absteigenden Äste, sowie der Zahl der Kollateralen und dem Grade ihrer Verzweigung eine verschieden große Zahl von Vorderhornzellen zur Tätigkeit angeregt. Ob freilich im Falle der Erregung einer solchen Faser stets alle mit ihr verbundenen Vorderhornzellen in Tätigkeit treten, oder ob schon hier eine Auswahl stattfindet, läßt sich gegenwärtig noch nicht sagen. Dazu ist die Anatomie der zentripetalen Wege im Rückenmark noch zu unvollkommen bekannt. Wahrscheinlich aber ist es, daß bei den schwächsten Reizen die Erregung nur die kürzesten Bahnen ergreift, in den längeren sich erschöpft, ohne auf die anstoßenden Nervenelemente überzugreifen.

Wird der zentripetale Reiz verstärkt, so wächst nicht nur die Intensität und Dauer der Bewegung, sondern auch die Zahl der ergriffenen zentrifugalen Nervenfasern. Auch hier läßt sich gegenwärtig noch nicht sagen, ob die Ausbreitung dadurch geschieht, daß neben den Ästen der gereizten zentripetalen Faser auch noch zwischengeschaltete Strangzellen an der Übertragung des Reizes sich beteiligen. Die Ausbreitung ist dadurch charakterisiert, daß zunächst der Reflex noch ein gleichseitiger ist und auf den gereizten Körperabschnitt beschränkt bleibt. Hat man z. B. die Zehe des Frosches gereizt, so beschränkt sich die Bewegung bei schwächster Reizung auf die Zehen eventuell noch den Fuß und ergreift erst bei Verstärkung des Reizes den Unter- und Oberschenkel. Bei starker Reizung treten auch entferntere Körperabschnitte in Tätigkeit, sowohl gleichseitige wie auch gegenseitige.

Denselben Erfolg, der soeben durch Verstärkung eines örtlich beschränkten Reizes erzielt worden ist, erhält man auch, wenn bei konstanter Intensität des Reizes die gereizte Fläche d. h. die Zahl der getroffenen

zentripetalen Fasern vergrößert wird. Hierzu eignet sich am besten die chemische Reizung. Faßt man eine bestimmte Vorderhornzelle ins Auge, so wird ihre vermehrte Tätigkeit offenbar dadurch veranlaßt, daß ihr von einer größeren Zahl von zentripetalen Fasern Erregungen zufließen, entsprechend der anatomischen Erfahrung, daß eine gegebene motorische Zelle nicht nur mit einer zentripetalen Faser in Verbindung steht. Es wird also der Anstoß den die Zelle von einer zentripentalen Faser erfährt, dadurch verstärkt oder wirksamer, daß noch von einer anderen Seite Anstöße hinzukommen. Dies kann ebenfalls als eine Summationserscheinung aufgefaßt werden, welche sich indessen von der oben beschriebenen dadurch unterscheidet, daß hier Anstöße, welche auf verschiedenen Wegen ankommen, sich unterstützen. Diesem Unterschiede entsprechend wird die vorliegende Form der Summation durch einen besonderen Ausdruck bezeichnet: Man spricht von einer Bahnung einer Erregung durch eine zweite. Es ist dies eine Form gegenseitiger Beeinflussung, welche eine sehr große Rolle in der Tätigkeit des Zentralnervensystems spielt. (Exner, Psychische Erscheinungen, Leipzig und Wien 1894, 76.)

Schließlich soll noch die Art der Ausbreitung verstärkter Reflexe kurz betrachtet werden. Nach den bisherigen Andeutungen hat es den Anschein, als wenn das Rückenmark Stück für Stück in den Vorgang hineingezogen und ein Muskel nach dem andern zur Teilnahme an der Bewegung veranlaßt würde. Eine solche Vorstellung würde indessen nicht der Wirklichkeit entsprechen. Die Ausbreitung ist nicht eine stetig d. h. von Querschnitt zu Querschnitt fortschreitende, sondern eine sprungweise. Es werden gewisse, dem Reflexherde benachbarte zentrifugale Bahnen zu gunsten entfernterer übersprungen, z. B. die Rumpfmuskeln bei Ausbreitung der Erregung auf die vorderen Extremitäten und dergl. mehr. Ja noch mehr: Zu der Erregung gewisser Bahnen gesellt sich die Ausschaltung anderer. Die an der Bewegung nicht beteiligten Bahnen werden nicht nur übergangen, sondern ihre Erregung sogar unterdrückt, wenn sie aus anderen Gründen vorhanden sein sollte. Solche Gründe liegen zuweilen in den oben erwähnten tonischen Innervationen. Biedermann hat (A. g. P. **80**, 1900, 423) unter Erweiterung und Vervollständigung früherer Beobachtungen gezeigt, daß an einem in Beugetonus der hinteren Extremitäten befindlichen Froschpräparat eine Reizung der Zehen auf der gereizten Seite eine Verstärkung der Beugestellung, d. h. einen Beugereflex hervorbringt, auf der Gegenseite dagegen ein Aufhören des Tonus eventuell kombiniert mit aktiver Streckung. Auch diese Erscheinung der Unterdrückung bereits eingeleiteter Innervationen durch eine neueinstrahlende Erregung ist von ganz allgemeiner Bedeutung für die Betätigung des Zentralnervensystems und wird als Hemmung bezeichnet.

Der bahnende bezw. hemmende Einfluß findet aber auch in umgekehrter Richtung, d. h. von der vorhandenen tonischen Innervation auf

die neu eingeleitete Reflexbewegung statt. Hiervon kann man sich überzeugen an einem Reflexfrosch, dessen Glieder in wechselnde Stellungen gebracht werden. Der auslösende Reiz, der in stets gleicher Stärke und am selben Orte angreift, bringt dann verschiedene Bewegungen hervor, die offenbar abhängen von der Stellung, in der sich die Gliedmaßen im Moment des Reizes befinden. So erhält man bei Reizung der Fußsohle eines hockenden Frosches Streckbewegungen, bei derselben Reizung am hängenden Bein dagegen Beugebewegungen. Die mit der Körperstellung sich ändernden tonischen Erregungen des Rückenmarks wirken also hier modifizierend auf den Ablauf des Reflexes, indem sie gewisse Bewegungen begünstigen, andere erschweren oder hemmen.

Der auswählende Charakter der Reflexbewegungen läßt sich anscheinend am leichtesten verstehen unter der Annahme, daß jede zentripetale Faser nur eine beschränkte Zahl von Verbindungen besitzt, und daß durch diese eben die Erregung auf die betreffenden zentrifugalen Nervenelemente übergreift. Bei den schwächsten Reizen würden etwa nur die direkten Verbindungen ansprechen, d. h. die Reflexbahn würde sich aus zwei Neuronen zusammensetzen. Erst wenn die Reizung stärker wird, treten auch Strangzellen in Tätigkeit, wodurch eine weitere Zahl zentrifugaler Neurone in die Erregung hineingerissen wird u. s. f. Neben bestimmten erregenden bezw. bahnenden Leitungswegen müßte auch die Mitwirkung einer Anzahl hemmender angenommen werden, damit Störungen durch andere Reflexe bezw. durch tonische Innervationen vermieden werden. Man könnte auch die Annahme machen, daß von den direkten Verbindungen nicht alle gleich leicht ansprechen, die längeren z. B. schwerer als die kurzen, und würde dadurch noch eine weitere Gliederung der Bewegung erhalten. Es würden dann für alle Reflexbewegungen vorgebildete, wenn auch nicht unter allen Umständen beschreitbare Bahnen vorhanden sein.

Man wird wohl nicht sagen können, daß gegenüber der Mannigfaltigkeit der Reflexbewegungen die anatomisch nachweisbaren Verbindungen zu spärlich sind, um die Vorstellung als unannehmbar erscheinen zu lassen. Es muß ferner, insbesonders nach den Beobachtungen von Held, als sehr wahrscheinlich bezeichnet werden, daß die Beziehungen der einzelnen Nervenelemente zu einander verschieden innige sind, was für die Existenz bevorzugter Verbindungen spricht. Die erwähnte Vorstellung wird auch nicht widerlegt durch eine gewisse Veränderlichkeit der Reflexe. So beobachtete z. B. Luchsinger (A. g. P. **23**, 1880, 308) bei Schlangen, Aalen und Tritonen auf schwachen Reiz Annäherung des Schwanzes an den reizenden Körper, bei starkem Reiz Fortbewegung. Hier kann mit Recht der Einwand gemacht werden, daß im ersten Fall Tastorgane, im zweiten Falle Schmerzorgane getroffen worden sind, und daß für diese wahrscheinlich verschiedene Reflexwege vorhanden sind.

Auf veränderliche Wegsamkeit vorgebildeter Bahnen deutet das Ver-

halten strychninisierter Tiere. Auf der Höhe der Vergiftung führt jeder Reiz zu allgemeinen Krämpfen, welche, soweit bekannt, sämtliche Muskeln ergreifen. Da diese Krämpfe von jeder zentripetalen Bahn auslösbar zu sein scheinen, so spricht der Versuch für einen Zusammenhang aller Nervenelemente untereinander.

Ganz eigenartig sind die Erscheinungen der Bahnung und der Hemmung. Erstere läßt sich, wie bereits oben erwähnt wurde, als eine besondere Form der Summation vorstellen, wenn man nicht vorzieht, für sie wie für die Hemmungserscheinungen eine chemische Umstimmung innerhalb der beteiligten Nervenelemente anzunehmen. Am meisten Analogie mit den fraglichen Vorgängen besitzt die Einflußnahme bestimmter Herznerven auf die Tätigkeit dieses Organs. Wenn gewisse dieser Nerven die Erregbarkeit, Leitungsfähigkeit und Kraft des Herzmuskels herabsetzen, andere die genau entgegengesetzten Änderungen hervorrufen, so liegt es nahe, die Umstimmung der Reflexorgane in ähnlicher Weise zu stande kommen zu lassen. Man vergleiche übrigens bezüglich dieser und anderer Erklärungsversuche die vorerwähnte Schrift von S. Exner, sowie v. Kries, Über die materiellen Grundlagen etc. Tübingen 1901.

Einige Beispiele menschlicher Reflexe. Nach diesen mehr allgemein gehaltenen Erörterungen über die Reflextätigkeit des Rückenmarks wird es sich empfehlen, noch einen Blick auf einige spezielle Reflexformen zu werfen, von denen manche für den Arzt von großer Wichtigkeit sind. Denselben kann gleich angeschlossen werden eine kurze Betrachtung der durch die Hirnnerven vermittelten Reflexe, welche manche Verwandtschaft mit den Rückenmarks-Reflexen aufweisen. Es ist ferner zu beachten, daß die Rückenmarks-Reflexe vielfach in das Gebiet der Hirnnerven und umgekehrt die Hirnreflexe in das Gebiet der Rückennerven übergreifen.

Die Rückenmarks-Reflexe des Menschen haben bei schwacher Reizung den Charakter von gleichseitigen Niveaureflexen; sie werden unterschieden in Hautreflexe und in Sehnen- und Periostreflexe. Zu den Hautreflexen gehört der Fußsohlen- oder Plantarreflex, ein Beugereflex, der durch Kitzeln oder Stechen der Fußsohle zu stande kommt. Je nach der Stärke des Reizes bezw. der Erregbarkeit des Rückenmarks beschränkt sich die Bewegung auf eine Dorsalflexion der Zehen und eventuell des Fußes oder sie ergreift auch das Knie- und Hüftgelenk. Es handelt sich hier um einen Reflex, der anscheinend sowohl durch die Tast- wie durch Schmerznerven ausgelöst werden kann. Der Cremasterreflex, bestehend in einer raschen Hebung des gleichseitigen Hodens durch den M. cremaster, wird hervorgerufen durch Streichen der Haut an der Innenseite des Oberschenkels. Der mechanische Reiz, der am besten mit einem stumpfen Instrument ausgeübt wird, darf nicht zu schwach sein. Es frägt sich daher,

ob es sich wirklich nur um einen Hautreiz und nicht etwa auch um eine Reizung der darunterliegenden Muskeln und deren Fascien handelt. Im letzteren Falle würde ein Reflex vorliegen, der durch die zentripetalen Nerven des Bewegungsapparates vermittelt wird, somit besser zu der Gruppe der Sehnen- und Periostreflexe zu rechnen wäre. Ähnliche Überlegungen gelten für den Bauchreflex, der durch Streichen der Bauchhaut erweckt wird und in einer einseitigen Kontraktion der Bauchdecken besteht, durch die eine Einziehung des Abdomens und eine Verschiebung des Nabels herbeigeführt wird. Der Glutäalreflex, Kontraktion der M. glutaei auf Reizung der Glutäalhaut und der Analreflex, Kontraktion des M. sphincter externus auf Reizung der Haut in der Gegend des Afters, gehören zu den weniger konstanten Reflexen. (Vgl. Sahli, Lehrbuch der klin. Untersuchungsmethoden, Wien 1894, 534.) Hautreflexe können sowohl durch mechanische wie elektrische und thermische Reizung hervorgerufen werden.

Im Gegensatz hierzu ist eine Auslösung der Sehnen- und Periostreflexe bisher nur auf mechanischem Wege möglich gewesen. Der bekannteste dieser Reflexe ist der Knie- oder Patellarreflex, der durch Beklopfen der Patellarsehne ausgelöst wird und in einer Kontraktion des M. quadriceps besteht. In ähnlicher Weise kann durch Beklopfen oder rasches Spannen der Achillessehne eine Kontraktion der Wadenmuskeln hervorgerufen werden. Reflexe von anderen Sehnen namentlich von solchen der oberen Extremität sind wenig konstant. Hautreflexe von der oberen Extremität kommen äußerst selten zur Beobachtung. (Vgl. Strümpell, D. Z. f. Nervenheilk. **15**, 1899, 259.)

Die Rückenmarks-Reflexe des Menschen werden durch die Vorgänge im Gehirn im hohen Maße beeinflußt, unter Umständen sogar völlig unterdrückt oder gehemmt. Es ist daher wichtig, die Aufmerksamkeit des Untersuchten von dem Reflex abzulenken. Unterbrechung der Leitungsbahnen zwischen Gehirn und Rückenmark erhöht im allgemeinen die Reflexe, doch kommen hier mancherlei Modifikationen vor, auf die an dieser Stelle nicht näher eingegangen werden kann; man vgl. Lombard, Am. J. of Ps. **1**. 1887, 1; J. of P. **10**, 1889, 122; Bowditch u. Warren, Ibid. **11**, 1890, 25. Der geringen Entwicklung der Gehirntätigkeit ist auch die Lebhaftigkeit der Reflexe beim Kinde zuzuschreiben.

Wie die zentrifugalen Nerven der quergestreiften Muskeln werden auch die der glatten Muskeln, ferner sekretorische Nerven reflektorisch in Tätigkeit versetzt. Der Reflexherd ist jeweils dort zu suchen, wo der betreffende Nerv aus dem Rückenmark entspringt. So ist also der Reflexort für den Dilatator pupillae, für die Gefäßnerven des Kopfes und für die beschleunigenden Herznerven an der Grenze von Hals- und Brustmark, für die Baucheingeweide (Splanchnicus) im Brustmark, für das Urogenitalsystem im Lenden- und Sakralmark, für die Schweißdrüsen der Haut, des Rumpfes und den Extremitäten im Brust- und Lendenmark zu suchen.

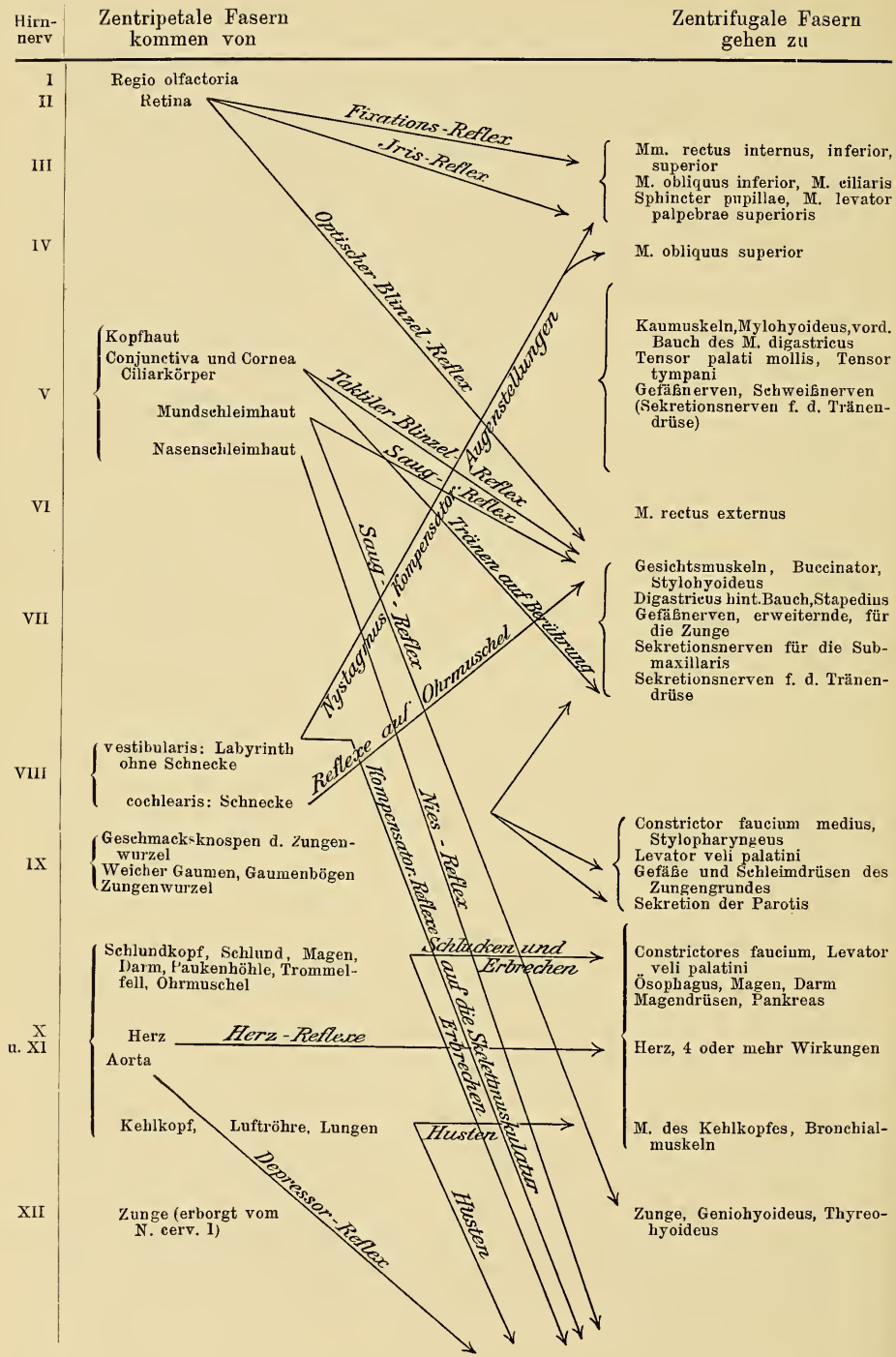
Reflexe der Hirnnerven. Gegenüber den Rückenmarks-Reflexen zeichnen sich die der Hirnnerven durch eine meist größere Konstanz sowie dadurch aus, daß sie fast stets doppelseitig ablaufen und zwar nicht etwa nur bei starker Reizung. Die beiden Seiten treten gleichzeitig in Tätigkeit. Die anatomische Betrachtung läßt diese Eigentümlichkeit verständlich erscheinen, da für die meisten der zentripetalen Hirnnerven starke Kreuzungen vom Typus der unvollständigen Kreuzungen nachgewiesen sind, so daß eine Beeinflussung motorischer Elemente zu beiden Seiten der Mittellinie möglich erscheint.

Die reflektorischen Beziehungen der Hirnnerven untereinander sowie zu den Rückenmarksnerven werden sich am übersichtlichsten darstellen lassen, wenn man sie in eine Tabelle zusammenfaßt, auf deren eine Seite, etwa links, die zentripetalen Funktionen, rechts die zentrifugalen zu stehen kommen, während durch verbindende Linien die Wege der Reflexe versinnlicht sind; vgl. die Tabelle auf der folgenden Seite.

Der Fixationsreflex besteht in der Einstellung der Gesichtslinie eines oder beider Augen auf im Gesichtsfeld befindliche auffällige Gegenstände. An der Bewegung können sich nicht nur alle Augenmuskeln beteiligen, sondern auch die Muskeln des Kopfes und des Rumpfes. Es handelt sich hierbei um die Innervation teils symmetrischer, teils unsymmetrischer Muskeln. Wie Schrader gezeigt hat (A. g. P. **44**, 1889, 215) treten diese Bewegungen auch an Tauben ohne Großhirn auf. Schluß der Augen auf starke Belichtung, optischer Blinzelreflex, ist ebenfalls eine nicht vom Großhirn abhängige Bewegung, wie Goltz am großhirnlosen Hunde beobachtet hat (A. g. P. **51**, 1892, 578). Über die Verschiedenheit der Reflexzeit zwischen optischem und taktilem Blinzelreflex s. o. S. 281. Analog den Reflexen von dem Opticus auf die Augenmuskeln sind die Reflexe von dem Acusticus (Cochlearis) auf die Muskeln des Ohres, die bei den Tieren eine wichtige Rolle spielen.

Die tonischen und nystagmatischen Erregungen, die von dem Ohrlabyrinth ausgehend auf reflektorischem Wege die Augenmuskeln ergreifen, und die Wendungen und Drehungen des Kopfes bezw. des Körpers wenigstens innerhalb gewisser, enger Grenzen kompensieren, werden unten noch näher beschrieben werden.

Das Niesen ist ein Reflex, der mit einer tiefen und langgezogenen Inspiration beginnt und mit einer plötzlich einsetzenden kräftigen Exspiration endet. Zwischen beiden verschließen für einen Augenblick die Muskeln des Rachens, Gaumens und der Zunge die Atmungswege sowohl gegen die Nase als gegen den Mund, welche Verschlüsse durch den Exspirationsstoß mit explosionsartigem Geräusch durchbrochen werden. Ausgelöst wird der Reflex vorwiegend von den Trigeminusästen der Nasenschleimhaut; hierbei findet auch Tränensekretion statt.


Hirnnerv
Zentripetale Fasern kommen von
Zentrifugale Fasern gehen zu
I
II
III
IV
V
VI
VII
VIII
IX
X u. XI
XII
Regio olfactoria
Retina
Fixations-Reflex
Iris-Reflex
Mm. rectus internus, inferior, superior
M. obliquus inferior, M. ciliaris
Sphincter pupillae, M. levator palpebrae superioris
Optischer Blinzel-Reflex
M. obliquus superior
Kopfhaut
Conjunctiva und Cornea
Ciliarkörper
Mundschleimhaut
Nasenschleimhaut
Taktiler Blinzel-Reflex
Saug-Reflex
Augenstellungen
Kaumuskeln, Mylohyoideus, vord. Bauch des M. digastricus
Tensor palati mollis, Tensor tympani
Gefäßnerven, Schweißnerven
(Sekretionsnerven f. d. Tränendrüse)
M. rectus externus
Saug-Kompensator-Reflex
Tränen auf Berührung
Nystagmus-Reflex
Reflexe auf Ohrmuschel
Gesichtsmuskeln, Buccinator, Stylohyoideus
Digastricus hint. Bauch, Stapedius
Gefäßnerven, erweiternde, für die Zunge
Sekretionsnerven für die Submaxillaris
Sekretionsnerven f. d. Tränendrüse
vestibularis: Labyrinth ohne Schnecke
cochlearis: Schnecke
Kompensator-Reflexe
Nies-Reflex
Geschmacksknospen d. Zungenwurzel
Weicher Gaumen, Gaumenbögen
Zungenwurzel
Constrictor faucium medius, Stylopharyngeus
Levator veli palatini
Gefäße und Schleimdrüsen des Zungengrundes
Sekretion der Parotis
Schlundkopf, Schlund, Magen, Darm, Paukenhöhle, Trommelfell, Ohrmuschel
Schlucken und Erbrechen
Constrictores faucium, Levator veli palatini
Ösophagus, Magen, Darm
Magendrüsen, Pankreas
Herz
Herz-Reflexe
Aorta
Herz, 4 oder mehr Wirkungen
Reflexe auf die Skelettmuskulatur
Erbrechen
Husten
Kehlkopf, Luftröhre, Lungen
M. des Kehlkopfes, Bronchialmuskeln
Depressor-Reflex
Husten
Zunge (erborgt vom N. cerv. 1)
Zunge, Geniohyoideus, Thyreohyoideus

Sehr ähnlich dem Niesen ist das Husten. Die einleitende Inspiration ist hier nur kurz oder auch fehlend und der Verschluß, den die kräftige Exspiration durchbricht, wird von der Stimmritze gebildet. Niesen wie Husten zeigen die allen Reflexen eigentümliche Eigenschaft der Summation in besonders auffälligem Grade.

Über die Reflexe des Saugens, Schluckens und Erbrechens, sowie über die Reflexe im Gebiete des Gefäßsystems, wie z. B. von zentripetalen Herznerven auf die zentrifugalen oder auf die Gefäßnerven, ist an anderer Stelle berichtet worden (S. 134, 88 u. 94).

Die Frage der trophischen Nerven. Die Wichtigkeit der zentripetalen und reflektorischen Funktionen des Trigeminus sowie des Glossopharyngeus und Vagus läßt verstehen, daß Schädigungen dieser Nerven mit erheblichen Ausfallserscheinungen verknüpft sind, die zu schweren Störungen führen können. Die Frage nach den Folgen einer Lähmung des Trigeminus ist von großer praktischer Wichtigkeit geworden, seitdem die operative Behandlung der Trigeminusneuralgien selbst vor der Ausrottung des Gasserschen Knotens nicht zurückschreckt. Bei Tieren, insbesondere bei Kaninchen, führt die Unempfindlichkeit des Auges, die nach Durchtrennung des Trigeminus, speziell des ersten Astes, eintritt, in der Regel in kurzer Zeit zu einem perforierenden Hornhautgeschwür und zum Verlust des Auges. Man glaubte hierfür nicht nur die kaum vermeidlichen Schädigungen verantwortlich machen zu müssen, sondern auch einen Nachlaß der wiederherstellenden oder heilenden Fähigkeiten in dem entnervten Gewebe. Man stellte sich vor, daß im Trigeminus besondere Faserarten sog. trophische Nerven vorhanden seien, durch welche die Widerstandskraft der Gewebe bedingt bezw. gesteigert werde. In ähnlicher Weise erklärte man die Entzündung der Nasenschleimhaut, die Geschwüre auf Lippen, Zahnfleisch und Gaumen, die bei den Tieren auf der operierten Seite beobachtet wurden. Später hat man gelernt, die Entzündung des Auges bei den Tieren zu vermeiden (Turner, Brit. med. Journ. 1895, Nr. 1821) und ebenso haben sich bei Menschen, denen der Trigeminus einer Seite entfernt war, derartige Störungen nicht eingestellt. Fedor Krause (Die Neuralgie des Trigeminus, Leipzig 1896) schreibt dies wohl mit Recht dem Umstande zu, daß die beiden Augen des Menschen ein gemeinschaftliches Gesichtsfeld haben und daß der Blinzelreflex ein doppelseitiger ist. Das gesunde Auge ist somit der Wächter für das kranke und gewährt ihm den gleichen Schutz wie sich selbst. Derselbe Autor hat sogar beobachtet, daß an seinen Operierten zufällig aufgetretene Augenentzündungen, selbst schwerer Art, wieder heilten.

Durchschneidung beider Vagi führt je nach der Höhe in der sie stattfindet, zu verschiedenen Störungen. Geschieht die Trennung oberhalb des Abganges der Laryngei sup., so tritt Unempfindlichkeit und Lähmung

des Kehlkopfes, unterhalb nur Lähmung auf. In beiden Fällen ist der Verschluß der Luftwege beim Schlucken ein ungenügender und die Tiere sterben bald an Schluckpneumonie. Durchtrennung der Vagi unterhalb des Abgangs der Nn. recurrentes ist ebenfalls für die Tiere verderblich, infolge der Lähmung des Ösophagus (vgl. Krehl, A. f. P. 1892, Suppl. 278) und Beeinträchtigung der Magenfunktionen. In jüngster Zeit ist es Katschkowsky und Pawlow gelungen, bei sorgsamster Pflege vagotomierte Tiere (Hunde) am Leben zu erhalten (A. g. P. 84, 1901, 6). Der vermutete trophische Einfluß auf das Herz hat sich nicht nachweisen lassen (H. Friedenthal, A. f. P. 1902, 135).

Durch vielfache Beobachtungen ist sichergestellt, daß Durchtrennung der zentripetalen Fasern des Trigeminus oder Vagus auch motorische Störungen im Gefolge hat, und zwar Ausfall tonischer Innervationen (Filehne, A. f. P. 1886, 432) oder Unbeholfenheit im Gebrauch der Muskeln zu geordneter Tätigkeit. Derartige Nachrichten gehen bis auf Charles Bell zurück. In neuerer Zeit hat Exner (A. g. P. 48, 1891, 592) die Gesamtheit der einschlägigen Erscheinungen unter dem Namen der Sensomobilität zusammengefaßt und gezeigt, in welch hohem Maße selbst die sogenannten automatischen und spontanen Innervationen der Regelung durch zentripetale Impulse bedürfen. Dasselbe gilt für die vom Rückenmark innervierten Muskeln. Mott u. Sherrington beobachteten bei Affen eine Lähmung der vorderen Extremität, nachdem alle zentripetalen Wurzeln derselben durchschnitten waren, Proc. R. S. 57, 1895, 481.

Zusammenfassende Tätigkeiten des Rauten- und Mittelhirns. 1. Ein eigentümlicher Zug der Hirnreflexe ist ihre enge Beziehung zur Atmung. Nicht nur beim Husten, Niesen und Gähnen und Schluchzen, sondern auch beim Schlucken, Saugen und Erbrechen wird die Atmung beeinflußt, bald in eigentümlicher Weise umgestaltet, bald unterbrochen und gehemmt. Eine derartige Beziehung ist bei den Reflexen des Rückenmarks nicht oder nur spurweise vorhanden und es weist dies schon darauf hin, daß das verlängerte Mark in besonders enger Beziehung zur Atmung steht. In der Tat ist die Beherrschung der Atembewegungen eine seiner wichtigsten Funktionen. Durch die Art, wie es denselben vorsteht, tritt das verlängerte Mark aus der Analogie mit dem Rückenmark heraus und auf eine höhere Stufe der Organisation.

Die bisher besprochenen Hirnreflexe hatten genau so wie die des Rückenmarks einen ausgesprochen metameralen oder segmentalen Charakter. Wenn sie sich bei Verstärkung des Reizes ausbreiten, so liegt darin keine Zentralisierung bestimmter Leistungen, sondern eine Betätigung, welche unter entsprechenden Umständen ebenso gut auch von einem anderen Segmente übernommen werden kann. Die Art, wie das verlängerte Mark die Atem-

bewegungen regelt, ist eine durchaus monopolisierende. Das Organ nimmt hier eine Funktion für sich in Anspruch, welche von keinem anderen Teil des Zentralnervensystems geleistet werden kann. Es zeigt sich hier eine so entschieden durchgeführte Zentralisation, daß es ganz berechtigt ist, von einem Atmungszentrum zu sprechen.

Die Atembewegungen geschehen durch eine sehr große Zahl von Muskeln, deren Nerven zwischen dem dritten Cervikal- und ersten Lendennerven aus dem Rückenmark entspringen (vgl. oben S. 121—124). Die Leistung des Atmungszentrums besteht darin, die weit entlegenen Nervenursprünge wechselweise und in regelmäßigen Wiederholungen in Tätigkeit zu setzen. Das Rückenmark ist von sich aus nicht im stande, das Spiel zu unterhalten. Trennt man durch einen Schnitt das Rückenmark von dem verlängerten Mark, so hören die Atembewegungen mit einem Schlage auf. In der nun folgenden Erstickung können noch unregelmäßige Krämpfe ausgelöst werden, nicht aber geordnete Atembewegungen. Die Anregung zu denselben kommt auch nicht aus dem Großhirn. Man kann letzteres und ebenso das Kleinhirn entfernen, ohne daß die Atmung stillsteht. Auf operativem Wege läßt sich nachweisen, daß die Erregungen von der unteren Hälfte des Rautenhirns, nahe der Spitze des Calamus scriptorius, ausgehen.

Versuche zur genaueren Bestimmung der Lage des Atmungszentrums sind von Gierke, A. g. P. **7**, 1873, 585; Mislawsky, Zentralbl. med. Wiss. 1885, 465; Gad u. Marinescu, A. f. P. 1893, 175 ausgeführt worden. Die beiden letzten Untersucher verlegen es in die Formatio reticularis, was auch anatomisch wahrscheinlich ist.

Die Tätigkeit des Atemzentrums wird, nach dem gegenwärtigen Wissensstande, durch innere, in ihm selbst gelegene Veranlassungen unterhalten, die Erregungen sind autochthon und periodisch oder, wie man zu sagen pflegt, automatisch. Auch hier liegt eine Eigenschaft vor, durch die das verlängerte Mark heraustritt aus der Analogie mit dem Rückenmark. Letzteres kann, wie oben ausgeführt worden ist, nicht aus inneren Gründen den Skelettmuskeln Impulse zusenden. Die automatische Tätigkeit des Atmungszentrums wird gewöhnlich als eine periodische Erregung durch das Blut gedeutet. Es wäre aber auch möglich, daß die periodische Entstehung der Erregungen, ähnlich wie im Herzen, eine Funktion des Organs ist, die dann durch die chemische Beschaffenheit und Temperatur des Blutes verändert wird. Man vgl. Engelmann, Myogene Theorie, Deutsche Klinik, **4**, 1903.

Trotz seiner Automatie ist das Atemzentrum vielen nervösen Einflüssen zugänglich. Die große Bedeutung, welche der Vagus für die Tätigkeit des Atemzentrums besitzt, ist auf S. 124 erwähnt worden. Daß auch viele andere Nerven auf die Atmung verändernd einwirken können, beweisen die zahlreichen, mit einer Modifikation der Atmung einhergehenden

Reflexe, von welchen gleichfalls schon die Rede war. Im Grunde gibt es wohl kaum einen zentripetalen Nerv, welcher nicht eine modifizierende Wirkung auf die Atembewegung besitzt.

2. Außer dem Zentrum für die Atmung existiert in dem verlängerten Mark noch eine zweite Stelle, welche für den ganzen Körper eine regulierende Leistung besorgt, nämlich die Wegsamkeit der Blutgefäße und die Verteilung des Blutes. Man vgl. die Ausführungen auf S. 92—97. Der Ort dieses sogenannten Gefäßzentrums läßt sich in ähnlicher Weise durch systematische Schnittführung feststellen, wie dies für das Atemzentrum geschehen ist. Nach den Versuchen von C. Ludwig mit Owsjannikow (Leipz. Ber. 1871, 135) und Dittmar (ebenda 1873, 448) ist es im proximalen Teil des Rautenhirns im Gebiete der Formatio reticularis gelegen.

Die Tätigkeit des Gefäßzentrums gilt als eine automatische, weil sie unter dem Einfluß der wechselnden chemischem Beschaffenheit und Temperatur des Blutes ähnliche Modifikationen erleidet wie die des Atmungszentrums. Daneben gibt es eine große Zahl zentripetaler Erregungen sowie psychische Einflüsse, die den Gefäßtonus verändern. Als Beispiel seien die von der Aorta kommenden zentripetalen Vagusfasern erwähnt, die ihre Erregung auf das Gefäßzentrum übertragen und dessen Tonus herabsetzen; s. den Depressorreflex S. 94 und in der Tabelle S. 290. Starke Füllung der Blutgefäße besonders der Venen, wie sie unter der Wirkung der Schwere in abhängigen Körperteilen eintritt, bedingt zentripetale Erregungen, welche durch Vermittlung des Gefäßzentrums wieder die gleichmäßige Blutverteilung herbeiführen. Dieser beständigen regulatorischen Tätigkeit verdankt der Mensch einen in allen Körperlagen gleichen Blutdruck, sowie einen den Bedürfnissen der Organe sich anpassenden Blutstrom. Als Folge einer Aufhebung des Tonus in den Lebergefäßen betrachtet man die Zuckerausscheidung im Harn, die nach dem sogenannten Zuckerstich vorübergehend auftritt. Der Stich muß in der Mittellinie der Rautengrube, etwa in der Mitte zwischen den Striae acusticae und Vaguskern ausgeführt werden (Cl. Bernard, Leçons de physiologie I, 1835, 339.) In ähnlicher Weise fasst man die zuckerfreie Harnflut oder Polyurie, die nach Verletzung einer benachbarten Stelle eintritt, auf als bedingt durch eine Lähmung der Nierengefäße, vgl. oben S. 190.

Im Gegensatz zum Atmungszentrum, dessen Tätigkeit durch kein spinales Organ auch nur teilweise vertreten werden kann, besitzt das Rückenmark wenn auch nicht augenblicklich, so doch einige Zeit nach der Abtrennung von dem verlängerten Mark eine gewisse Herrschaft über die Gefäße. Goltz hat beobachtet (A. g. P. 8, 1874, 482), daß das isolierte Lendenmark zu tonischen und reflektorischen Einwirkungen auf die Gefäße der unteren Extremität befähigt ist. Da die Nerven für diese Gefäße aus dem Lendenmark entspringen, so handelt es sich um Niveaureflexe in dem oben definierten Sinne. Eine zentralisierende Herrschaft des Rückenmarks

über die Gefäße des ganzen Körpers, wie sie das verlängerte Mark besitzt, läßt sich dagegen nicht nachweisen.

3. In naher Beziehung zum Gefäßzentrum steht ein weiteres nervöses Organ, das im Rauten- oder Mittelhirn gelegen sein muß, nämlich ein Zentrum für die Wärmeregulation. Daß für die Wärmeregulation der Warmblüter ein nervöses Zentrum vorhanden ist, steht außer Zweifel. Nur durch eine solche Annahme werden die rasch einsetzenden und den ganzen Körper ergreifenden Regulationsvorgänge verständlich. Es ist ferner bekannt, daß nach Abtrennung des Rückenmarks von dem verlängerten Mark die Wärmeregulation vernichtet ist und daß sie ebenso durch Nervengifte, wie Morphium, aufgehoben wird. Daß die peripheren Erfolgsorgane für die Regulation vorwiegend in den Muskeln zu suchen sind, wird durch die Aufhebung der Regulation in der Curarenarkose nahe gelegt. Anderseits kann das Gehirn nicht als das regulierende Zentrum betrachtet werden, denn Tiere mit abgetrenntem Großhirn besitzen noch Regulation, wenn auch eine etwas gestörte (Goltz, A. g. P. **51**, 1892, 591.) Die Temperaturerhöhung oder Hyperthermie, welche auf Verletzung eines bestimmten Gehirnteiles (Kopf des geschwänzten Kerns) auftritt, kann, da sie vorübergehender Natur ist, nicht als Beweis für ein dort vermutetes Regulationszentrum betrachtet werden. Die Leistung des, seiner Lage nach noch nicht näher bekannten Zentrums besteht darin, daß es die Intensität des Stoffwechsels, insbesondere in den Muskeln soweit steigert oder abschwächt, daß dadurch die Erhaltung der dem Warmblüter eigentümlichen hohen Körpertemperatur gesichert bleibt. Außer den genannten Änderungen in der Wärmeproduktion stehen demselben aber auch Mittel zu Gebote um durch Änderungen der Wärmeabgabe regulierend einzugreifen. Weitere Ausführungen über diese interessanten und lebenswichtigen Leistungen finden sich auf S. 209—214.

4. Anscheinend nicht automatisch sondern reflektorisch und, soweit es sich um Erhaltung der Gleichgewichtsstellung des Körpers handelt, tonisch wirkt ein die ganze Skelettmuskulatur beherrschendes Organ des verlängerten Marks. Sein Einfluß läßt sich sehr deutlich zeigen, wenn man einen Rückenmarksfrosch vergleicht mit einem solchen, an welchem nur das Großhirn abgetrennt ist. Letzterer hält noch den Leib hoch, indem er ihn auf die Vorderbeine stützt, kurz er hat jene Körperstellung, welche man als die sprungbereite bezeichnen kann. Dreht man ihn auf den Rücken, so kehrt er in die hockende Stellung zurück. Der Rückenmarks-Frosch liegt dagegen flach auf dem Bauche und läßt sich ohne Widerstand auf den Rücken legen; er ist zwar noch befähigt zu sehr verwickelten Reflex- und Abwehrbewegungen, führt aber keine Sprünge mehr aus.

Für die Einhaltung der richtigen Körperstellung ist der Vestibularnerv und seine Kerne von der größten Wichtigkeit. Tiere, denen das

Labyrinth beiderseits fehlt, können zwar mit Hilfe der Augen noch normale Haltungen zuwege bringen, verdeckt man ihnen aber die Augen, so treten abnorme Stellungen ein; vgl. Ewald, Endorgan des Nervus octavus, Wiesbaden 1892. Auch die Bewegungen der Tiere werden nach Zerstörung des Labyrinths eigentümlich unbeholfen. Die Bewegungen geschehen anscheinend mit übermäßiger Antrengung und doch nicht so kräftig wie in der Norm. Auf dieser Schwäche beruht unter anderem, daß Tauben ohne Labyrinth nicht mehr fliegen können, Ewald a. a. O. S. 16.

Neben den Nervenfasern des Vestibularis sind es namentlich die dorsalen Wurzeln des Rückenmarks und deren Fortsetzung als Hinterstränge und Hinterstrangkerne, welche für die Ausführung richtiger Bewegungen von Bedeutung sind. Nach Beschädigung dieser Systeme treten ebenfalls Bewegungsstörungen auf, welche mit den eben beschriebenen verwandt aber nicht identisch sind. Die Kraft der Bewegungen ist nicht verringert, sie geschehen in größerem Ausmaße als gewöhnlich, sie schießen sozusagen über das Ziel hinaus, es fehlt an jener Mäßigung und Dämpfung, durch welche sich die normalen Bewegungen auszeichnen. Man nennt diese Art von Bewegungsstörung Ataxie. Zum Auftreten ataktischer Symptome, wie sie namentlich im Gefolge der sogenannten Tabes auftreten, bedarf es nicht der Schädigung aller Fasern der Hinterwurzeln. Ataxie ist beobachtet worden in Fällen ganz intakter Hautsensibilität. Ebenso sind enthäutete Frösche nicht ataktisch. Die Störung, in deren Gefolge Ataxie auftritt, muß demnach jene Fasern der dorsalen Rückenmarkswurzeln betreffen, welche aus den tieferen Teilen, aus Muskeln, Sehnen, Gelenken und von dem Perioste kommen. Eine sehr gute Darstellung der ataktischen Bewegungsstörungen bei Fröschen und Hunden hat H. E. Hering gegeben. Prager med. Wochenschr. 1896, A. e. P. **38**, 1896, 266; A. g. P. **68**, 1897, 1.

Bei den innigen anatomischen Beziehungen, die das Kleinhirn sowohl mit dem Vestibularnerven wie mit den Hintersträngen des Rückenmarks besitzt, ist begreiflich, daß die Entfernung des Organs zu Bewegungsstörungen führt, welche als die Summe der vorstehend beschriebenen betrachtet werden dürfen. Luciani, der versucht hat, das Krankheitsbild zu zergliedern (Das Kleinhirn, übers. von Fränkel, Leipzig 1893) unterscheidet 1. den Mangel tonischer Reflexe, sog. Atonie, die namentlich auffällig wird bei Versuchen, Gleichgewichtsstellungen des Körpers zu erhalten, 2. die Kraftlosigkeit der Bewegungen, sog. Asthenie und 3. die Bewegungsstörungen im engeren Sinne, Ataxie. Höchst merkwürdig ist, daß die Asthenie nicht nur eine nervöse Erscheinung ist, sondern auf einer wirklichen Atrophie der Muskeln beruht. Man vgl. darüber auch Ewald, a. a. O. S. 21.

Die Entstehung der Ataxie ist enge verknüpft mit der Abnahme oder dem gänzlichen Fehlen der Dämpfung, durch welche sich normale

Bewegungen auszeichnen. Jede Bewegung führt zur Dehnung der Antagonisten, zur Reizung ihrer zentripetalen Nerven und dadurch zur reflektorischen Kontraktion eben dieser Muskeln. H. E. Hering, A. g. P. 68, 1897, 27.

5. Zur Gruppe der zusammenfassenden, nicht automatisch aber reflektorisch tätigen Gehirnteile gehören ferner die Vierhügel. Ihre Beziehung zum Sehnerven ist hauptsächlich durch die Arbeiten von Cajal (La cellule 8, 1891) aufgedeckt worden, während Held (A. f. A. 1893, 201) die Verknüpfung mit dem N. cochlearis genauer kennen gelehrt hat. Als reflektorisch wirksames Organ kommt namentlich das vordere Paar der Vierhügel in Betracht. Es ist seit langem bekannt, daß durch Reizung der Vierhügelgegend Augenbewegungen hervorgerufen werden können, und zwar teils symmetrische, teils solche, bei welchen beide Augen sich in gleichem Sinne bewegen, sogenannte synergetische. Bei stärkerer Reizung kommt es auch zu Bewegungen des Kopfes.

Das Großhirn.

Das Großhirn besteht aus zwei halbkugelförmigen paarigen Massen, den Hemisphären und den gegen die Mittellinie und die Basis des Gehirns zusammengedrängten Ganglien. Die Hemisphären setzen sich zusammen aus der die Oberfläche überziehenden grauen Rinde und der vorwiegend aus markhaltigen Nervenfasern bestehenden weißen Substanz. Ein Teil dieser Fasern verbindet die Rindenteile einer Hemisphäre bezw. beider Hemisphären untereinander; sie werden als Assoziationssysteme bezeichnet. Ein anderer Teil stellt Beziehungen her zwischen dem Großhirn und tieferen Teilen des Zentralnervensystems. Auf die Bedeutung einiger dieser Faserzüge wird unten noch zurückzukommen sein.

Anatomisch werden namentlich drei große Ganglien unterschieden: Linsenkern, Sehhügel und geschwänzter Kern. Im Kopf des letzteren, welcher in der Literatur auch als Streifenhügel bekannt ist, findet sich jene Stelle, deren Verletzung zu einer Erhöhung der Körpertemperatur führt (Wärmestich, vgl. S. 294). Im übrigen ist von diesen großen Ganglien zwar eine Anzahl anatomischer Verbindungen unter sich und mit anderen Hirnteilen bekannt, dagegen kaum irgend etwas Sicheres über ihre Funktion. Leicht täuschend wirkt der Name des Sehhügels, welcher, wenn man nicht den ihm dicht anliegenden äußeren Kniehöcker zu ihm rechnet, mit dem Sehnerv nichts zu tun hat oder wenigstens nicht mehr als mit anderen Gehirnteilen. Die anscheinend faserreichen Verbindungen des Sehhügels mit fast sämtlichen Rindengebieten müssen diesem großen Ganglion eine wichtige zentrale Rolle sichern; welcher Art dieselbe aber ist, bleibt vorläufig unbekannt.

Man kann versuchen, über die Leistungen des Großhirns als ganzes dadurch etwas zu erfahren, daß man es abträgt, was sich leicht bei Vögeln, schwierig beim Hunde ausführen läßt. Niedere Wirbeltiere, z. B. Frösche, zeigen nach Entfernung des Großhirns so geringe Störungen, daß von ihnen über die Bedeutung des Organs wenig zu erfahren ist. Bei den höheren Tieren ist kurz nach der Operation und auch noch einige Zeit später eine starke Depression, eine Unfähigkeit zu Lokomotionen sowie zur Nahrungsaufnahme zu bemerken. Das Tier erholt sich indessen mehr und mehr. Sicher ist, daß irgend welche Lähmungserscheinungen an zentripetalen oder zentrifugalen Nerven nicht auftreten. Reaktionen können von allen zentripetalen Nerven, einschließlich des Opticus und Cochlearis ausgelöst werden. Nur der Olfactorius ist natürlich ausgeschlossen. Diese Reaktionen, namentlich die optischen und akustischen sind indessen beschränkt, von maschinenartiger Regelmäßigkeit und Einförmigkeit und derart, daß eine Verwertung früherer Einwirkungen, wie sie dem Menschen als Erinnerung geläufig ist, ausgeschlossen erscheint. Sehr lehrreiche Beobachtungen an großhirnlosen Hunden stammen von Goltz, A. g. P. **51**, 1892, 570. Man vgl. ferner Schrader, Ebenda **41**, 1887, 75 und **44**, 1889, 175. Im ganzen ist die Analyse des Verhaltens solcher Tiere äußerst schwierig. Eine scharfe Umgrenzung der infolge der Operation verloren gehenden Fähigkeiten wäre nur dann möglich, wenn das Verhalten eines normalen Tieres in allen Stücken als bekannt vorausgesetzt werden könnte.

Gegenüber diesen auf die Entfernung des ganzen Großhirns gerichteten Bestrebungen stehen die Bemühungen, eine örtlich umschriebene Repräsentation einzelner Leistungen nachzuweisen. Die ersten Nachrichten über die Beziehung gewisser nervöser Leistungen zu bestimmten Gehirnteilen stammen von klinischer Seite. Französische Ärzte, am eindringlichsten Broca, haben auf die Sprachstörungen hingewiesen, welche nach linksseitiger Verletzung des hintersten Teils der dritten Stirnwindung auftreten. Spätere Beobachtungen haben dann das fragliche Gebiet auch noch auf die Insel und auf den anliegenden Teil des Schläfelappens ausgedehnt mit dem Zusatze jedoch, daß die Störungen verschiedene sind, je nach dem befallenen Gebiete. Je mehr die Läsion gegen das Stirnhirn übergreift, desto stärker ausgesprochen sind Sprech- und Artikulationsstörungen. Beim Übergreifen auf den Schläfelappen tritt dagegen mangelndes Wortverständnis, sog. Worttaubheit, in den Vordergrund, während die motorische Sprachfähigkeit erhalten bleiben kann. Diesen klinischen Beobachtungen wurden allerdings andere entgegengehalten, nach welchen unter Umständen große Teile des Großhirns verloren gehen konnten, ohne irgend auffällige Störungen.

Entscheidende Beweise für die Ungleichwertigkeit der einzelnen Abschnitte des Großhirns, speziell seiner Rinde, wurden erst von Meynert

durch die histologische Untersuchung, von Fritsch und Hitzig auf dem Wege des Experiments erbracht. Meynert (Vierteljahrsschr. f. Psychiatrie 1868) unterschied neben einem dem größten Teil der Rinde gemeinsamen Typus noch besondere Schichtungsarten: für den Bulbus olfactorius, das Ammonshorn, die Spitze des Hinterhauptlappens und die Gegend der Sylvischen Spalte. Fritsch und Hitzig fanden 1870 (A. f. A. u. P. 1870, 300), daß durch faradische Reizung in der Nähe des Sulcus cruciatus beim Hunde (entsprechend der Zentralfurche des

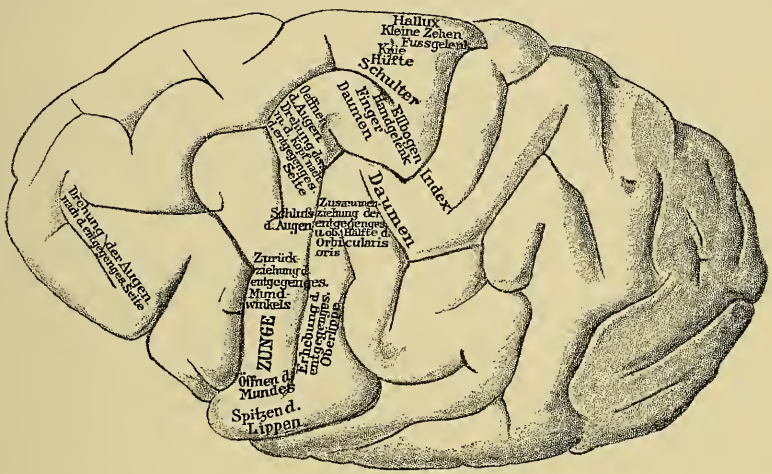


Fig. 49. Linke Gehirnhemisphäre des Orang-Utan von der Seite und oben gesehen. Die umschriebenen Bewegungen, die bei schwacher elektrischer Reizung der Oberfläche ausgelöst werden können, sind in die betreffenden Felder eingetragen.

menschlichen und Affengehirns) umschriebene Bewegungen hervorgerufen werden können, während dieselbe Reizung an anderen Rindenflächen erfolglos bleibt.

Was nun diese Reizungen betrifft, so nehmen sie insofern eine besondere Stellung in den bisher besprochenen Reizungsergebnissen ein, als sie nur durch elektrische Ströme auslösbar sind. Angaben über Erfolge durch chemische Reizung bedürfen noch der Bestätigung. Die hervorgerufenen Bewegungen haben eine beträchtliche Latenzzeit, sie treten in der Regel auf der gegenüberliegenden (oder kontralateralen) Körperhälfte hervor und sind geordnete Bewegungen.

Für die Umgrenzung des erregbaren Gebietes haben das größte Interesse die Versuche, welche Beevor und Horsley an einem Orang-Utan ausgeführt haben (Phil. Trans. **181**, 1896, 129). Sie fanden, wie Fig. 49 erkennen läßt, das erregbare Feld an der Grenze von Stirn- und Scheitellappen; es umfaßt, genauer beschrieben, den Gyrus praecentralis

mit den angrenzenden Teilen des Stirnhirns und einen beträchtlichen Teil, besonders die unteren Abschnitte des Gyrus postcentralis. (Außerdem greift, was auf der Figur nicht zu sehen, die erregbare Zone auf die mediale Fläche des Gyrus praecentralis und der I. Stirnwindung über.) In diesem Gebiete lassen sich mehr oder weniger isolierte Felder nachweisen für die Bewegung einzelner in der Figur angemerkten Körperabschnitte, ja selbst für die einzelnen Gelenke und bestimmte Stellungsänderungen derselben. Für die Extremitäten sind die Bewegungen, wie gesagt, in der Regel kontralateral, für Rumpf, Kopf, Larynx, Pharynx, Gesichtsmuskulatur, Augen meist doppelseitig, symmetrisch oder synergetisch.

Will man ganz umschriebene Bewegungen erzielen, so müssen die Reize so schwach wie möglich genommen werden. Ist die Narkose nicht zu tief, so läßt sich erwarten, daß faradische Ströme, welche auf der Zungenspitze eben gefühlt werden, auch auf der Hirnrinde von Erfolg sind. Der Abstand der beiden Reizdrähte soll 1—2 mm betragen. Reizt man mit stärkeren als eben zureichenden Strömen oder reizt man mit schwachen Strömen längere Zeit bezw. zu wiederholten Malen, so neigt die Bewegung zur Ausbreitung auf benachbarte Körperabschnitte, sowie zu einer besonderen Bewegungsform, dem epileptischen Anfall. Derselbe besteht darin, daß sich an die andauernde (tetanische oder tonische), über die ganze Zeit der Rindenreizung sich erstreckende Kontraktion der Muskeln eine Nachwirkung anschließt, die aus einer Folge von einzelnen Erregungsstößen, sog. konischen Krämpfen besteht. Gotch und Horsley, Proc. R. S., Nov. 15, 1888.

Es ist für die Deutung der Erfolge von Rindenreizungen von Wichtigkeit, daß sie auch nach Entfernung der fraglichen Rindenstellen durch Reizung der darunter befindlichen weißen Massen noch erhalten werden können. Die Bewegungen lassen sich unter diesen Umständen sogar leichter und mit geringerer Latenzzeit auslösen und haben den gleichen geordneten Charakter (Beevor u. Horsley, Phil. Trans. **181**, 1890 B. 49 u. 129). Epileptische Krämpfe können jedoch nach Entfernung der Rinde nicht mehr ausgelöst werden (Gotch u. Horsley, Proc. R. S. Nov. 15, 1888). Diese Erfahrungen beweisen, daß die Erregung der Bahn des Stabkranzes folgt. Der weitere Verlauf der leitenden Fasern läßt sich verfolgen, wenn Tiere mit Defekten im motorischen Rindenfeld längere Zeit am Leben bleiben. Es degenerieren dann Teile der sogenannten Pyramidenbahn bis ins Rückenmark hinab. Der Verlauf der Pyramidenbahn des Menschen läßt sich am besten am neugeborenen Kinde verfolgen, da diese Bahn die letzte ist, die sich im Rückenmark mit Mark umhüllt (P. Flechsig, A. d. Heilk. **14**, 1875, 464 und Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark. Leipzig 1876). Aus der fast vollständigen Kreuzung der Fasern an der Grenze zwischen verlängertem Mark und Rückenmark erklärt sich die bei Rindenreizung

auftretende ungleichseitige Bewegung. Unterbrechung der Pyramidenbahn beim Menschen (eine häufige Folge von Apoplexien) führt zu gekreuzter, halbseitiger Lähmung (Hemiplegie).

Neben dem Fasersystem der Pyramiden muß nach neueren Untersuchungen noch eine zweite kortikofugale Bahn zum Rückenmark vorhanden sein, von der, nach Durchtrennung der Pyramiden, noch gleichseitige und ungleichseitige Bewegungen ausgelöst werden können. (E. H. Hering, Wiener klin. Wochenschr. 1899). Ob man es hier mit einer zweiten direkten Bahn zum Rückenmark zu tun hat oder mit einer durch graue Massen (Brückganglion?) unterbrochenen, ist unbekannt.

Wird ein motorisches Rindenfeld gereizt und die zugehörigen Muskeln gleichzeitig auch reflektorisch in Tätigkeit versetzt, so verstärken sich die beiden Erregungen und zwar auch dann, wenn sie einzeln zu schwach sind, um eine Bewegung auszulösen. Es ist dies die von Exner zuerst nachgewiesene Bahnung, A. g. P. **28**, 1882, 487. Fälle von Bewegungshemmung von seiten der Großhirnrinde sind wiederholt beobachtet worden, man vergleiche Hering u. Sherrington, A. g. P. **68**, 1897, 221. Die Beobachtungen können nicht als Beweis gelten, daß in der Pyramidenbahn besondere bahnende oder hemmende Fasern enthalten sind, da bereits das Rückenmark mit der Innervation einer bestimmten Bewegung die Hemmung der Gegenbewegung verbindet, s. o. S. 285. Auch die Ordnung der Erregungen, d. h. ihre Ausdehnung über alle für die Bewegung in Betracht kommenden Muskeln braucht nicht eine Leistung der Rinde zu sein, da ja bereits in den Reflexen des Rückenmarks diese Ordnung vorgebildet ist.

Wird ein Tier nach Abtragung motorischer Rindenfelder am Leben gelassen, so zeigt sich eine Störung im Gebrauch derjenigen Muskeln, deren kortikales Feld entfernt ist. Die Störungen, die anfangs sehr auffällig sind, treten mit der Zeit zurück und können schließlich ganz verschwinden, wenn der Rindendefekt nicht allzugroß ist. Man muß daraus schließen, daß ein gegebener Muskel oder eine Muskelgruppe mit verschiedenen Hirnteilen Beziehungen besitzt, oder umgekehrt, daß eine gegebene Rindenpartie mit einer Anzahl von Bewegungsapparaten verbunden ist, wenn auch diese Verbindung wahrscheinlich nur für wenige Muskeln so direkt und eng ist, wie auf dem Wege der Pyramiden. Die oben erwähnten Reizungserfolge nach Durchschneidung der Pyramiden sprechen in demselben Sinne.

Während die Erfolge der Rindenreizung kaum anders zu deuten sind, denn als eine Erregung der Pyramidenfasern, sind die Bewegungsstörungen nach Abtragung der Rinde nicht so eindeutig. H. Munk (A. f. P. 1877—1889) und andere haben die Rindenteile in der Umgebung der Zentralfurche als Endigungsbezirke der aus dem Rückenmark aufsteigenden

zentripetalen Fasern angesprochen und demnach die Bewegungsstörungen aus einem Ausfall zentripetaler Erregungen erklärt.

Als ein Rindengebiet, in dem zentripetale Fasern endigen, wurde frühzeitig der Hinterhauptslappen erkannt, vgl. Schäfer in Textbook of Physiology II, 1900, 752. Zerstörung eines Hinterhauptlappens führt zu homonymer Hemiopie, d. h. nach Zerstörung des linken Hirnhautlappens wird die Erregungsleitung aus den linken Hälften beider Retinae unterbrochen. Beiderseitige Zerstörung führt daher zu völliger Blindheit. Doch bleiben, wenn die Zerstörung nicht sehr ausgedehnt ist, die Netzhautzentren in der Regel funktionsfähig.

Der Versuch einer Projektion der zentripetalen Bahnen auf bestimmte Teile der Hirnrinde hat eine starke Stütze gefunden in den Untersuchungen Flechsigs (Gehirn und Seele, Leipzig 1896). Derselbe zeigte, daß der Riechnerv, der Sehnerv, sowie die kortikopetale Fortsetzung der Hinterstränge, die sogenannte Schleife, nicht eine diffuse Ausbreitung erfahren, sondern vorwiegend mit ganz bestimmten, von ihm als Sinneszentren bezeichneten Rindengebieten in Beziehung treten. Bei der Entwicklung des menschlichen Gehirns treten diese Fasersysteme zuerst, jedes aber zu anderer Zeit, in die Markscheidenentwicklung ein, so daß man an mehrmonatlichen Föten die cerebralen Bahnen des Riechnerven, des Sehnerven und der Hinterstränge mit einer überraschenden Klarheit zu ihren Rindenteilen verfolgen kann. Hierbei zeigt sich, daß der Riechnerv mit dem Ammonshorn und dem unteren Ende der ersten Stirnwindung, der Opticus mit den hintersten und medialen Abschnitten der Hinterhauptsrinde, insbesondere mit der Rinde der Fissura calcarina, und daß die Schleife d. h. die indirekte Fortsetzung der Hinterstränge mit der Rinde der Zentralfurche, besonders mit dem Gyrus postcentralis in Verbindung steht. In gleicher Weise läßt sich der an der Sylvischen Furche gelegene Teil des Schläfelappens als die kortikale Endigung des N. cochlearis nachweisen. Für den N. glossopharyngeus ist die kortikale Repräsentationsstelle noch nicht bekannt.

Am reifen Gehirn des Menschen sind die Verhältnisse im wesentlichen die gleichen. Dies wird bewiesen durch die Degenerationen, die entlang den genannten Bahnen fortschreiten, wenn die peripheren Apparate oder das zugehörige Rindenfeld zerstört ist. Fälle dieser Art sind beobachtet von Henschen, Brain 1893, 170; v. Leonowa, A. f. Psychiatr. **28**, 1886, 53; Flechsig u. Hösel, Neurol. Zentrbl. **9**, 1890, 417 u. a.

Gehirn und Bewußtsein. Bei der Darstellung der Leistungen des Zentralnervensystems ist der Versuch gemacht worden, ein möglichst objektives Verfahren durchzuführen, d. h. die Vorgänge so zu beschreiben, wie sie dem Beobachter ohne Bezugnahme auf die Selbstbeobachtung ent-

gegentreten. Aus diesem Grunde ist z. B. von zentripetalen und nicht von sensiblen Nerven die Rede gewesen. Ob ein Froschnerv zentripetal leitet, ist einer experimentellen Prüfung zugänglich, ob er aber sensibel ist, d. h. zu Sensationen Veranlassung gibt, entzieht sich der Feststellung. Dabei ist zu berücksichtigen, daß auch am Menschen die Reizung vieler zentripetaler Nerven nicht zum Bewußtsein kommt, der Ausdruck zentripetal demnach umfassender ist als sensibel. Ebenso ist die stets gebrauchte Bezeichnung zentrifugal umfassender als motorisch. Kann man auch die Sekretionsnerven zur Not noch unter den Begriff motorisch einreihen, so ist das nicht mehr angängig für Nerven, die eine in der Peripherie stattfindende Bewegung schwächen oder hemmen.

Von ähnlichen Gesichtspunkten aus wurde bei Schilderung der Reflexe eine Scheidung in zweckmäßige und unzweckmäßige vermieden. Ob eine gegebene Bewegung zweckmäßig, nach einem bestimmten Plane geordnet ist, läßt sich nur dann angeben, wenn der zwecksetzende Wille bekannt ist. Die für den Beobachter mögliche Deutung einer Bewegung als einer zielstrebigen bleibt sonst eine willkürliche.

Ohne Zweifel muß es möglich sein, auch die an Tieren beobachtbaren Leistungen des Gehirns in gleich objektiver Weise zu beschreiben, obgleich das Verfahren schwierig und umständlich ist. Es ist schon bei der Physiologie des Rückenmarks darauf hingewiesen worden, daß streng genommen jeder Reflex durch andere reflektorische und tonische Innervationen modifiziert wird. In noch höherem Maße gilt diese Beeinflussung für die durch das Gehirn laufenden Erregungen. Es ist eine Eigentümlichkeit des letzteren, daß die Wirkung einer zentripetalen Erregung gar nicht unmittelbar in Erscheinung zu treten braucht, sondern nach Analogie der vorbedachten menschlichen Handlungen, scheinbar ohne zureichenden äußeren Grund erst spät zu Tage tritt. Dazu kommt, daß das Gehirn sämtliche zentrifugalen Nerven in einer Weise beherrscht, daß eine unübersehbare, jeder Beschreibung spottende Vielgestaltigkeit der Bewegungen zu stande kommt. Das objektive Verfahren steht hier vor kaum überwindlichen Schwierigkeiten.

Wie bekannt, gehen mit gewissen im menschlichen Gehirn ablaufenden physiologischen Vorgängen Bewußtseinserscheinungen einher, die der Selbstbeobachtung zugänglich sind. Hierdurch erhalten viele objektiv äußert verwickelte Bewegungen einen leicht verständlichen Sinn und können dann in einfacher Weise beschrieben werden. Bei der außerordentlichen Ähnlichkeit vieler tierischen Lebensäußerungen mit den menschlichen ist eine Umdeutung der ersteren im menschlichen Sinne sehr naheliegend, aus praktischen Gründen oft geboten. Wie weit hier gegangen werden darf, ohne die Unbefangenheit der Auffassung zu gefährden, muß dem Takte des Beobachters überlassen bleiben. Ein vollständiger Ausschluß der Selbstbeobachtung aus der naturwissenschaftlichen Methodik ist überhaupt undenk-

bar. Ein solches Vorgehen würde nicht nur die Physiologie des Gehirns einer unersetzlichen Forschungsmethode berauben, sondern eine Sinnesphysiologie so gut wie unmöglich machen.

Aber auch von prinzipieller Seite ist gegen die Benützung der Selbstbeobachtung kein Einwand zu erheben, solange eine Vermengung der beiden Erscheinungsgebiete oder richtiger Betrachtungsweisen vermieden wird. Allerdings entspringt die sogenannte äußere Erfahrung so gut wie die innere aus den gegebenen Tatsachen des einheitlichen Bewußtseins. Da es sich aber in beiden Fällen um eine ganz verschiedene Auffassung und methodische Bearbeitung des Materials handelt, so entstehen zwei Erscheinungsgebiete, das physische oder objektive und das seelische oder subjektive, die gegenseitig inkommensurabel sind, obwohl sie in dem angegebenen Sinne zusammengehören. Während also für die Tatsachen der sogenannten äußeren Erfahrung quantitativ bestimmte Beziehungen kausaler, räumlicher oder energetischer Natur aufgestellt werden, ist dies im Gebiete der seelischen Erscheinungen nicht möglich, und ebensowenig ist es angängig, den innerhalb der seelischen Vorgänge gültigen Zweck- und Wertbegriff auf die Tatsachen der äußeren Erfahrung zu übertragen. Die einzige Beziehung, die zwischen den beiden Gebieten mit großer Wahrscheinlichkeit aufgestellt werden kann, ist das sogenannte Parallelprinzip oder der Satz vom psychophysischen Parallelismus, nach welchem jeder psychischen Tatsache auch eine physische entspricht. Es ist daher wohl berechtigt zu fragen, wo diejenigen Prozesse ablaufen und wie sie beschaffen sind, welche bestimmte Vorstellungsinhalte begleiten; es hätte dagegen keinen Sinn zu fragen, wo eine gewisse Vorstellung oder auch die Seele ihren Sitz habe.

In diesem Sinne kann kein Zweifel sein, daß für die das menschliche Bewußtsein begleitenden physischen Vorgänge das Gehirn der Schauplatz ist. Die mit der Ausbildung des Gehirns fortschreitende geistige Entwicklung des Kindes, die Unterbrechung des Bewußtseins sobald durch Druck, Blutleere oder Erstickung die Ernährung des Gehirns Schaden leidet oder die Gehirnsubstanz durch Erschütterung tiefgreifend verändert ist, die durch krankhafte Prozesse bedingten Bewußtseinsstörungen mannigfaltigster Art sind vollwertige Beweise für die obige Annahme. Über die mit den Bewußtseinsvorgängen etwa verknüpften materiellen Vorgänge im Gehirn vgl. v. Kries, Üb. d. materiellen Grundlagen etc. Tübingen 1901; S. Exner, Entwurf zu einer physiolog. Erklärung der psychischen Erscheinungen, Wien 1894, I. Teil.

Dreizehnter Teil.

Die Leistungen der Sinne. I. Hälfte.

Der Satz vom psychophysischen Parallelismus eröffnet die Möglichkeit, überall dort, wo die neben den Bewußtseinsvorgängen einhergehenden physiologischen Prozesse der Beobachtung nicht zugänglich sind, die Beobachtung der psychischen Vorgänge eintreten zu lassen. Von dieser Möglichkeit macht die Sinnesphysiologie umfassenden Gebrauch. Es versteht sich aber von selbst, daß die Methode nur unter der Voraussetzung zulässig ist, daß zwischen den seelischen und körperlichen Prozessen gewisse funktionelle Beziehungen bestehen. Die Existenz solcher Beziehungen wird auch allgemein zugegeben, wenngleich sie verschieden formuliert werden. Den einfachsten Ausdruck finden sie in folgenden Sätzen:

1. Jedem Zustande des Bewußtseins steht ein materieller Vorgang, ein sogenannter psychophysischer Prozess, zur Seite, an dessen Stattfinden das Vorhandensein des Bewußtseinszustandes geknüpft ist.

2. Einer Gleichheit, Ähnlichkeit, Verschiedenheit in der Beschaffenheit der Bewußtseinsvorgänge entspricht eine Gleichheit, Ähnlichkeit, Verschiedenheit in der Beschaffenheit der physischen (psychophysischen) Prozesse.

3. Stetigen Änderungen der Bewußtseinsvorgänge entsprechen stetige Änderungen der physischen Prozesse.

Man vergleiche Mach, Wiener Sitzungsber. **52**, 1868; v. Kries, Gesichtsempfindungen, Leipzig 1882, S. 31; G. E. Müller, Z. f. Ps. **10**, 1896, 1.

Diese und andere die Form der Beziehungen noch weiter ausführende Sätze werden als psychophysische Axiome bezeichnet. Es ist damit nicht gesagt, daß sie als vor jeder Erfahrung gültig zu betrachten seien. Es sind aus der Erfahrung abgeleitete Sätze, die einen mehr oder weniger hohen Grad innerer Wahrscheinlichkeit besitzen. Am leichtesten läßt sich das Vorhandensein solcher Beziehungen an den Empfindungen nachweisen,

d. h. an jenen einfachen Bewußtseinsvorgängen, die durch ihre Abhängigkeit von bestimmten peripheren, nervösen Prozessen ausgezeichnet sind. Insofern sich die Empfindungen beziehen lassen auf die Einwirkung äußerer Reize, welche die nervösen Gebilde treffen, werden sie speziell als Sinnesempfindungen bezeichnet; die vermittelnden nervösen Einrichtungen heißen Sinneswerkzeuge. Gewöhnlich läßt sich an den Sinneswerkzeugen oder Sinnesapparaten eine zur Aufnahme der Reize geeignete, gleichartig gebaute Fläche nachweisen, die als Sinnesfläche bezeichnet werden kann.

Die Abhängigkeit der Empfindung von der in Erregung versetzten nervösen Bahn ist besonders auffällig, wenn man denselben Reiz auf verschiedene Sinnesflächen einwirken läßt.

Zieht man den Dampf des Chloroforms in die Nase auf, so hat man eine diesem Stoffe eigentümliche Geruchsempfindung. Gießt man den Dampf in den unteren Teil der gegen den Schlund verschlossenen Nasenhöhle, so stellen sich die Empfindungen des Brennens und der Kälte oder Kühle ein. In die geschlossene Mundhöhle eingebracht bewirkt er eine intensive Süßempfindung, an die sich bald auch die der Kühle und starkes Brennen anschließt. Auf der äußeren Haut entsteht durch Aufpinseln von Chloroform sehr lang anhaltendes Brennen, dessen Heftigkeit je nach der Zartheit der gewählten Hautstelle verschieden ist. Unerträgliches Brennen erregen schon geringe Mengen von Chloroformdampf im Auge.

In einigen Beziehungen ähnlich, in anderen verschieden wirkt Ätherdampf. Der Geruch ist wieder ein besonderer, diesem Stoffe eigentümlicher, das Brennen und die Kälteempfindung auf der Haut und den Schleimhäuten viel schwächer (von Verdunstungskälte wird hier abgesehen) und nur auf dem Auge heftig. Im Munde entsteht nebenbei eine starke Bitterempfindung. Man vergleiche hiezu Rollet, A. g. P. **74**, 1899, 383.

Verwendet man zur Reizung Kohlensäure, so fehlt die Geruchsempfindung, in der Nase entsteht ein Gefühl von Brennen und Kribbeln, im Munde eine deutliche Sauerempfindung und daneben namentlich in der Nähe der Lippen die Empfindung der Wärme. Die äußere Haut ist für das Gas nicht empfindlich, auf das Auge gebracht wirkt es brennend.

Faßt man die auffälligsten Ergebnisse dieser Versuche in eine Tabelle zusammen, so würde sie etwa folgendermaßen zu lauten haben:

Reiz	Empfindungen		
	in der Nase	auf der Haut und den Schleimhäuten	in der Mundhöhle
Chloroform	Spez. Geruch	Verschieden starkes Brennen, daneben Kälte	SüßerGeschmack
Äther	„ „	Schwächeres Brennen, Kälte nur teilweise deutlich	Bitterer „
Kohlensäure	Kein „	Brennen nur in der Nase und im Auge, Wärme im Munde	Saurer „

Berücksichtigt man zunächst nur das Ergebnis der Versuche mit Chloroform, so zeigt sich Kälte und Brennen so ziemlich von allen geprüften Sinnesflächen auslösbar, wenn auch nicht überall gleich deutlich. Letzteres könnte wohl aus der verschiedenen Dicke der Epidermis, dem ungleichen Feuchtigkeitsgrad u. dgl. verständlich gemacht werden. Die Ähnlichkeit der Reaktion hat nichts verwunderliches, da es sich um Sinnesflächen handelt, die als Abkömmlinge des embryonalen Ektoderms einen im wesentlichen gleichartigen Bau besitzen, auch von demselben Nerven (Trigeminus) versorgt werden. Daß in dem oberen Teil der Nasenhöhle die Empfindung des Geruchs ausgelöst wird, ist mit der abweichenden Struktur der Schleimhaut im Ausbreitungsbezirk des N. olfactorius in guter Übereinstimmung. Eine entsprechende Verschiedenheit darf daher auch für den Teil der Mundhöhle angenommen werden, von dem die Geschmacksempfindung ihren Ausgang nimmt. Man kann die Ergebnisse dahin zusammenfassen: daß von jeder Sinnesfläche eine oder mehrere Empfindungen ausgelöst werden können, die ihr eigentümlich sind und von anderen nicht erhalten werden.

Mit dieser Ableitung stehen die mit Ätherdampf gewonnenen Versuchsergebnisse nicht im Widerspruch. Derselbe bewirkt ebenfalls, wenn auch in geringerer Stärke, Kälte und Brennen in der Nase, auf den Schleimhäuten und namentlich auf dem Auge, für letzteres und die Nasenhöhle gilt dies auch in bezug auf die Kohlensäure. Man kann demnach sagen, daß verschiedene Stoffe auf die gleiche Sinnesfläche gebracht gleiche Empfindungen, freilich in verschiedener Stärke, zuwege bringen können.

Dieser Folgerung scheint nun aber zu widersprechen die Erfahrung, daß die drei Stoffe den Geruchs- bezw. Geschmacksinn in verschiedener Weise oder auch gar nicht erregen, und daß in der Mundhöhle Chloroform und Äther kalt, Kohlensäure warm empfunden wird. Indessen läßt sich auch diese Erfahrung der oben aufgestellten Regel unterordnen, wenn man die Annahme machen will, daß schon die einzelnen Sinnesflächen, wie die Regio olfactoria oder die des Geschmacksorgans nicht homogen sind, sondern aus verschiedenartigen Flächenelementen von endlicher Größe bestehen, deren Beschaffenheit soweit voneinander abweicht, daß sie von verschiedenen Stoffen in ungleicher oder auswählender Weise affiziert werden.

Die sämtlichen Versuchsergebnisse würden sich sodann in den folgenden beiden Sätzen zusammenfassen lassen:

1. Selbst die für die makroskopische Betrachtung gleichartig erscheinenden Sinnesflächen zeigen noch lokale Unterschiede, denen verschiedenartige Empfindungsinhalte entsprechen. Es kann daher ein Stoff innerhalb einer Sinnesfläche je nach dem Orte seiner Applikation verschiedene Empfindungen auslösen.

2. Das einzelne Element einer Sinnesfläche kann nicht verschiedenartige Empfindungen auslösen, es kann von mehreren Stoffen, sofern sie überhaupt wirken, nur noch in verschiedener Stärke in Anspruch genommen werden. Der Empfindungs-Charakter bleibt konstant. Letztere Annahme ist als der Satz von der spezifischen Leistung (Energie) der Sinnesnerven bekannt.

Das Sinnesgebiet der Haut.

1. Temperaturempfindungen. Die Prüfung der beiden vorstehenden Sätze geschieht am vorteilhaftesten an der äußeren Haut, als einer ausgedehnten und leicht zugänglichen Sinnesfläche, von der sich eine Reihe verschiedenartiger Empfindungen hervorrufen lassen.

Einen Überblick über dieselben erhält man am besten in der Weise, daß man überlegt, welche Aussagen über die Beschaffenheit der äußeren Objekte durch die Haut allein, ohne Unterstützung durch andere Sinneswerkzeuge, vermittelt werden. Um letztere vollständig auszuschließen, darf die Orientierung nicht durch sog. aktives Tasten, d. h. durch Bewegung der Sinnesfläche, sondern nur durch passives Tasten, d. h. durch Einwirkung der bewegten Körper auf die ruhenden Hautflächen, geschehen.

Selbst unter diesen eingeschränkten Versuchsbedingungen sind die zufließenden Aussagen noch sehr mannigfaltige. Sie betreffen Größe, Form und Volum, das absolute und spezifische Gewicht, die Oberflächenbeschaffenheit, den Aggregatzustand, Elastizität, Temperatur u. a. m. Außer diesen Empfindungskomplexen gibt es weitere, welche nicht auf äußere Objekte, sondern auf den eigenen Körper bezogen zu werden pflegen, wie Kitzel, Wollust, Jucken, Schauder usw.

Es ist nicht schwer zu bemerken, daß in den objektiven Aussagen gewisse Bestandteile stets wiederkehren und nur in verschiedener Verbindung auftreten, und es ist möglich, auf Grund dieser Tatsache diejenigen Bestandteile zu erschließen, welche als nicht weiter zerlegbare Elemente in den Aussagen vorhanden sind. Die Analyse ist besonders dann eine sichere, wenn es gelingt, einzelne der Elemente auf experimentellem Wege besonders herauszuheben und ihrer Intensität nach abzustufen. Auf diese Weise läßt sich feststellen, daß in den objektiven Aussagen lediglich die Empfindungen der Kälte, der Wärme, des Drucks und des Schmerzes, sowie ihre räumlichen und zeitlichen Unterschiede enthalten sind.

Die nicht so sicher auf experimentellem Wege hervorzurufenden und abzustufenden, daher auch nicht so sicher beobachtbaren, subjektiven Empfindungskomplexe, zu denen außer den oben aufgeführten auch manche Formen schmerzhafter Empfindungen gehören, sind einer Analyse viel schwerer zugänglich. Doch läßt sich zeigen, daß manche derselben auch

wohl nicht reine Hautempfindungen sind, indem auch Erregungen aus tieferen Teilen bezw. aus den Bewegungsapparaten sich hinzu mischen. Dies gilt wohl sicher von der Empfindung der Wollust und in ziemlich leicht demonstrierbarer Weise von dem Schauder. Zunächst ist das Auftreten der Gänsehaut mit eigentümlichen Empfindungen verknüpft, welche zum Teil von den gestellten Haarbälgen, zu einem anderen Teile aber vielleicht direkt von den kontrahierten glatten Muskelzellen ausgehen. Dann ist die Gefäßkontraktion ein sehr wesentlicher Faktor in den genannten Mischempfindungen. Bei Einwirkung von Kälte auf große Körperflächen ist es wohl letztere, welche zu dem Entstehen schmerzhafter Sensationen Veranlassung gibt.

Stellte die Haut eine gleichartige Sinnesfläche dar, im Gegensatz zur oben ausgesprochenen Annahme, nach welcher verschiedenartige Empfindungen innerhalb eines Sinnesgebietes durch verschiedene anatomische Strukturen vermittelt werden sollen, so müßte man erwarten, daß jene Hautflächen, welche wie die Fingerspitzen für Druckreize die größte Empfindlichkeit besitzen, auch zur Wahrnehmung von Temperaturreizen besonders befähigt sind. Dieser Folgerung widerspricht die tägliche Erfahrung. Jedermann ist geläufig, daß die Gesichtshaut und der Rumpf viel lebhaftere Temperaturempfindungen besitzen als die Extremitäten, namentlich die distalen Teile derselben. Füllt man zwei Kölbchen mit Wasser von bezw. 25 und 35° C, so werden sie bei Berührung mit den Fingerspitzen kaum als verschieden temperiert erkannt, während der Unterschied sehr auffallend ist bei Berührung mit dem Augenlid oder dem Mundwinkel. Daß das verschiedene Verhalten nicht allein durch die ungleiche Dicke der Epidermis bedingt ist, geht daraus hervor, daß auch durch die dünne Haut des Handgelenks der Unterschied viel schlechter wahrgenommen wird. Kleine metallene Körper von Lufttemperatur können der Haut nur sehr wenig Wärme entziehen und sind daher für viele Hautstellen indifferent. Am Augenlid oder auf den Lippen werden sie dagegen deutlich als kühl erkannt.

Benützt man zur thermischen Reizung der Haut kleinflächige kalte oder warme Körper, so läßt sich schon bei der flüchtigsten Untersuchung beobachten, daß die entsprechenden Empfindungen nicht auf jedem Flächenelement der Haut auslösbar sind. Es sind immer nur vereinzelte Orte, an denen die Temperaturempfindung auftritt. Blix (Z. f. B. **20**, 1884, 141), der diese Tatsache zuerst aufgefunden hat, bemerkte auch, daß Kälte- und Wärmereize nicht an denselben Orten wirksam werden. Man muß daher in bezug auf die thermische Reizbarkeit drei verschiedene Arten von Flächenelementen der Haut unterscheiden: 1. unempfindliche, 2. für Kälte und 3. für Wärme empfindliche. Letztere sind immer in der Minderzahl. Blix nannte die Flächenelemente der zweiten Art Kaltpunkte, die der dritten Art Warmpunkte. Die Bezeichnung Punkte ist insofern zutreffend, als man an den meisten Hautflächen selbst mit

den kleinstflächigen Reizen die betreffenden Empfindungen noch auslösen kann, es sich also jedenfalls um so kleine Elemente handelt, daß der Ausdruck Punkt im Sinne des gewöhnlichen Sprachgebrauches zulässig ist. Nur an Hautstellen mit dicker Epidermis gelingt die kleinflächige Reizung nicht, während die örtlich ungleiche Empfindlichkeit auch dort nachweisbar bleibt.

Bestimmt man für eine größere Hautfläche die Lage und Zahl der empfindlichen Punkte, so zeigt sich, daß diese nach beliebigen Zwischenzeiten immer wieder aufzufinden sind. Es kann daher nicht zweifelhaft sein, daß es sich um feste anatomische Strukturen handelt, d. h. um Endigungen zentripetaler Nerven, welche der Haut die Fähigkeit zur Temperaturempfindung verleihen, und deren Projektion auf die Hautoberfläche durch die experimentell bestimmten Warm- und Kaltpunkte dargestellt wird. Thunberg hat durch interessante Versuche sehr wahrscheinlich gemacht, dass die Kaltpunkte näher der Oberfläche liegen als die Warmpunkte (Upsala Univ. Ärsskrift 1900, s. auch Referat von Alrutz, Z. f. Ps. **25**, 1901, 263).

Bestimmungen der Dichte dieser Gebilde sind an einer größeren Zahl von Hautflächen von Sommer durchgeführt worden (Würzb. Sitzb. 1900, 63). Er fand für die Kaltpunkte eine mittlere Dichte von 13 im cm^2, was für die ganze Körperoberfläche die Zahl von 250000 ergibt. Dagegen fand er für die Warmpunkte eine mittlere Dichte von 1,5 im cm^2 oder rund 30000 für den ganzen Körper.

Die Verteilung der temperaturempfindlichen Apparate über die Haut ist eine sehr ungleichmäßige. Selten liegen sie ganz vereinzelt, meist in Gruppen zusammen, so daß dann zwischen den Gruppen Lücken, zuweilen bis zu 1 cm^2 Größe entstehen, in denen die Wärme- oder Kälteempfindung oder beide fehlen.

An manchen Hautstellen von guter oder sogar hervorragender Kälteempfindlichkeit tritt die Wärmeempfindung sehr zurück oder fehlt ganz. Dahin gehört die Bindehaut und Hornhaut des Auges, die Eichel des männlichen Gliedes, die Brustwarze. Eine überwiegende Kälteempfindung haben auch die Schleimhäute des Mundes und der Nase. Die übrigen Schleimhäute entbehren zumeist jeder Temperaturempfindung, wie von der Schleimhaut des Magens und Darmes seit langem bekannt ist (vgl. E. H. Weber, Tastsinn und Gemeingefühl, Leipzig 1851, S. 45 ff. Abdruck aus Wagners Handwörterbuch der Physiologie III, 2, S. 513).

Die in der 1. These S. 306 ausgesprochene Vermutung der Ungleichartigkeit scheinbar homogener Sinnesflächen hat sich demnach bezüglich der Erregbarkeit der Haut durch Temperaturen durchaus bestätigt. Man wird daher auch die Erfahrung, daß in der Mundhöhle Chloroformdampf kalt, Kohlensäure warm empfunden wird, beziehen auf die Reizung verschiedener Nervenenden.

Nach Feststellung der Verteilung der temperaturempfindlichen Organe über die Haut ist man ferner in der Lage, die zweite der oben aufgestellten Thesen zu prüfen, nach welcher bei Reizung gewisser Strukturelemente innerhalb einer Sinnesfläche die ausgelösten Empfindungen nur noch quantitativ oder intensiv, aber nicht mehr qualitativ verschieden sein sollen. Auch diese Annahme bestätigt sich für die temperaturempfindlichen Elemente der Haut in vollem Maße. Sie sind, wie Blix a. a. O. 146 und Goldscheider, A. f. P. 1885, Suppl. 12, gezeigt haben, neben der thermischen auch der elektrischen und mechanischen Erregung zugänglich und liefern stets nur die ihnen eigentümlichen Empfindungen. Endlich reagieren die Kältepunkte auch für Temperaturen über 45° mit der Empfindung „kalt". Es ist dies die sog. paradoxe Kälteempfindung (v. Frey, Leipz. Ber. 4. März 1895).

Physikalische und physiologische Temperaturskalen. Im physikalischen Sinne bildet die Reihe der verschiedenen Temperaturen eine einfach ausgedehnte Mannigfaltigkeit. Man kann von einer Temperatur a zu einer anderen b immer nur auf einerlei Art, d. h. durch alle zwischenliegenden gelangen. Hat man sich über den Nullpunkt der Skala und die Größe der Maßeinheit geeinigt, so ist durch die Angabe des Grades die Temperatur eindeutig bestimmt. Für die physikalische Temperaturmessung ist daher die Unterscheidung von kalten oder negativen und warmen oder positiven Temperaturen ohne innere Bedeutung und nur ein historisches Überbleibsel der ursprünglich physiologischen Temperaturmessung. Dies findet auch seinen Ausdruck in der willkürlichen Normierung des physikalischen Nullpunktes, der entweder gleich der Schmelztemperatur des Eises oder 17,8 bezw. 273 Grade (des hundertteiligen Thermometers) tiefer gelegt wird.

Die Temperaturempfindungen zeigen dagegen eine größere Mannigfaltigkeit. Kälte- und Wärmeempfindung können jede für sich oder auch zusammen in verschiedener Stärke erregt werden; endlich tritt unter gewissen Umständen noch der Temperaturschmerz hinzu. Daß die letztere Empfindung nicht von den Temperaturpunkten der Haut ausgeht, läßt sich am besten in der Weise zeigen, daß man mittelst einer passend abgeblendeten Sammellinse ein Sonnenbildchen auf der Haut entwirft. Fällt das Bildchen auf einen Wärmepunkt, so entsteht die Empfindung der Wärme, fällt es auf ein der Temperaturempfindung nicht fähiges Flächenelement, so fehlt bei schwacher Bestrahlung jede Empfindung, bei starker Bestrahlung tritt Schmerz auf. Die Schmerzlosigkeit oder Analgesie der Temperaturpunkte wurde zuerst von Goldscheider beobachtet (a. a. O. 18). Sie gilt übrigens nicht für alle Temperaturpunkte, wie weiter unten zu besprechen sein wird. Läßt man endlich das Sonnenbildchen auf einen Kältepunkt fallen, so tritt die bereits erwähnte paradoxe Kälteempfindung

ein. Temperaturen, welche Wärme- und Kältepunkte erregen, bezeichnet man als heiß (Alrutz, Sk. A. **10**, 1901, 340).

Es gibt folglich in der Haut drei verschiedene nervöse Gebilde, die durch hohe Temperaturen erregt werden können und bei großflächiger Reizung auch gleichzeitig in Tätigkeit treten. Schmerzempfindungen können ferner durch tiefe Temperaturen, z. B. durch die des schmelzenden Eises, zu stande kommen. Man nennt solche Temperaturen schneidend, beißend oder brennend kalt. Hiebei werden zwei nervöse Apparate gleichzeitig in Tätigkeit gesetzt.

Die sprachlichen Bezeichnungen für die Temperaturempfindungen zeigen demnach folgende Beziehungen zu Art und Zahl der in Tätigkeit tretenden Apparate:

	Wärme-nerven	Kälte-nerven	Schmerz-nerven
Schneidend oder beißend kalt	○	+	+
Kalt	○	+	○
Kühl	○	+	○
Indifferent	○	○	○
Lau	+	○	○
Warm	+	○	○
Heiß	+	+	○
Brennend heiß	+	+	+

Das Zeichen + bedeutet Erregung, ○ Erregungslosigkeit.

Man kann auch versuchen, die Erregungsgrößen zur Darstellung zu bringen, mit der die einzelnen Komponenten je nach der Temperatur an der einfachen oder Mischempfindung vermutungsweise beteiligt sind. Dies ist in Figur 50 S. 313 geschehen, wo über den der Temperatur proportionalen Abszissen die Erregungsgrößen als Ordinaten aufgetragen sind. Der Indifferenzpunkt, d. h. die Temperatur, bei der alle drei Apparate in Ruhe sind, ist willkürlich auf 33° angesetzt. Bei steigender Temperatur treten zuerst die Wärmenerven, dann die Kältenerven, schließlich die Schmerznerven in die Erregung ein. Die Erregungsgröße der letzteren übersteigt bald die der beiden anderen, wie aus der vordringenden Stärke der Schmerzempfindung geschlossen werden muß. Kommt es infolge der Einwirkung sehr hoher Temperaturen zur Zerstörung des Gewebes, so gehen anscheinend die spezifischen Temperaturempfindungen verloren, während der Schmerz, wie Brandwunden lehren, bestehen bleibt.

Sinkt die Temperatur unter den Indifferenzpunkt herab, so tritt die Erregung der Kältenerven für ein größeres Temperatur-Intervall allein auf; erst nahe dem Eispunkt tritt Schmerz hinzu, ebenfalls mit sinkender Temperatur rasch an Stärke zunehmend. Geht die Temperatur so tief

herab, daß das Gewebe gefriert, so hört alle Empfindung auf, um beim Auftauen wieder zurückzukommen.

Anstatt von einem Indifferenzpunkt oder einem physiologischen Nullpunkt zu sprechen, würde man richtiger von einer Indifferenzstrecke sprechen, denn es gibt zweifellos ein kleines, etwa 0,2° betragendes, empfindungsfreies Intervall (E. H. Weber a. a. O. 98).

Eigentümlich ist die veränderliche Lage der Indifferenzstrecke. Indem die Temperatur der Haut mit der äußeren sinkt oder steigt, ändert sich innerhalb gewisser Grenzen auch die Lage der indifferenten Strecke. Damit ist gesagt, daß keine der aufgeführten physiologischen Tem-

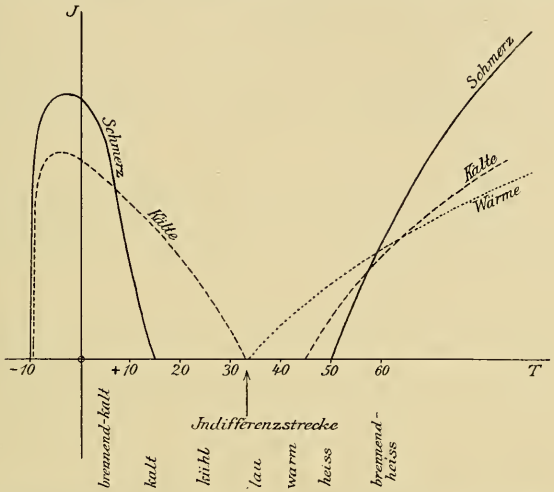


Fig. 50. Schematische Darstellung der Erregungsgrößen J, mit der die drei temperaturempfindlichen Sinnesapparate der Haut bei verschiedenen Temperaturen T in Tätigkeit treten.

peratur-Bezeichnungen einem bestimmten physikalischen Temperaturgrad entspricht. Je nach der Lage der Indifferenzstrecke kann eine gegebene Temperatur kalt oder warm oder indifferent erscheinen. Beispiele hiefür sind leicht zu finden. Die Eigentemperatur der Haut und damit die Lage der Indifferenzstrecke hängt von der Außentemperatur und von dem Blutreichtum der Haut ab. Die Vola der Hand ist als die blutreichere und gegen Ausstrahlung geschütztere Fläche wärmer als der Handrücken. Die Temperaturdifferenz wird aber erst gefühlt, wenn man die Volarfläche der einen Hand auf den Rücken der anderen legt.

In besonders schlagender Weise zeigt sich die Einstellung bei dem sog. Drei-Schalenversuch. Drei Gefäße werden mit Wasser von etwa 25, 30 und 35 Grad gefüllt. Die Fingerspitzen beider Hände werden zunächst für

einen Moment in das mittlere Gefäß getaucht, um die für beide Hände gleiche Empfindung zu konstatieren, dann aber für längere Zeit ($^1/_2$ bis 1 Minute) in das erste und dritte Gefäß. Werden die Hände schließlich in das mittlere zurückgebracht, so erscheint die Temperatur von 30 Grad der einen Hand warm, der anderen kalt.

Die Umstimmung der Temperaturnerven der Haut durch die Umgebungstemperatur darf nicht als eine Ermüdungserscheinung aufgefaßt werden, denn die Erregbarkeit leidet hierdurch in keiner Weise. Ein Verständnis dieses Vorganges wird erst aus einer Theorie der Temperaturerregung erwachsen, die gegenwärtig noch aussteht. Man kann nur sagen, daß alle Veränderungen, durch welche die Temperatur einer im thermischen Sinne ruhenden Hautfläche herabgesetzt wird (sei dies ein Sinken der Außentemperatur, Verdunstung von der Haut oder Abnahme des Blutstromes in ihr) die Empfindung der Kälte, die entgegengesetzte Änderung die Empfindung der Wärme hervorruft, vgl. Hering, Wiener Sitzungsber. **75**, III, 1877.

Die Empfindungen sind um so deutlicher, je stärker die Temperaturänderung ist, je rascher sie erfolgt (z. B. durch Metalle entsprechend ihrem großen Wärmeleitungsvermögen) und je größer die Hautfläche ist, auf die eingewirkt wird. E. H. Weber a. a. O. 94 und 97.

2. Druckempfindungen. Die Analyse der durch die Haut vermittelten Wahrnehmungen ergibt, daß die Empfindung des Druckes so gut wie die der Wärme und Kälte zu den einfachen, nicht weiter zerlegbaren zu rechnen ist. Aussagen über Größe, Form, Gewicht und Oberflächenbeschaffenheit der Objekte können ganz unabhängig von ihrer Temperatur gemacht werden. Die Angabe von E. H. Weber (a. a. O. 44), daß von zwei gleichen auf die Haut gelegten Gewichten das kältere schwerer erscheint, läßt sich wohl aus einer Irreführung des Urteils erklären, indem das sehr stark unter 0^0 abgekühlte Gewicht den Schluß auf eine größere Metallmasse nahelegt.

Es ist schon oben erwähnt worden, daß die größte Empfindlichkeit für Temperatur-Reize nicht mit den Orten größter Tastempfindlichkeit zusammenfällt. Eine messende Vergleichung der Tastempfindlichkeit verschiedener Hautflächen ist aber durchaus nicht leicht. Die Aufgabe der gleichmäßigen Belastung der überall gekrümmten Oberfläche der menschlichen Haut wird am besten durch Anwendung von hydrostatischem Druck gelöst. Die Erfahrung lehrt jedoch, daß solcher Druck nicht gefühlt wird. Bringt man einen Körperteil in eine Tiefe von 1 m unter Wasser oder 7,6 cm tief unter Quecksilber, so wird der dann wirkende Druck von 1/10 Atm. nicht wahrgenommen. Setzt man dagegen ein 100 gr-Gewicht auf eine möglichst ebene Hautfläche, indem man durch ein zwischengeschobenes Korkplättchen dafür sorgt, daß die gedrückte

Fläche genau 1 cm^2 groß ist, so wird der wiederum 1/10 Atm. betragende Druck sehr wohl wahrgenommen.

Es kommt demnach für den physiologischen Effekt nicht nur auf den Druckwert an, sondern auch auf die Zahl der Flächenelemente, auf die der Druck wirkt, und zwar scheint die Wirkung um so günstiger zu sein, je kleiner die gedrückte Fläche ist.

Sehr kleinflächige Reize können nun in der Weise hergestellt werden, daß man ein quergeschnittenes Haar oder eine Borste senkrecht gegen die Haut stößt. (Man kann auf der Wage die Kraft bestimmen, die das Haar hiebei auf die Haut ausübt, und erhält durch Division dieser Kraft durch den Querschnitt des Haares den ausgeübten hydrostatischen Druck; von Frey, Leipz. Abhandl. **23**, 1896, 175.)

Unter Anwendung derartiger Reize ist es nicht schwer, zu konstatieren, daß die Zungenspitze, die Lippen und die Fingerspitzen durch ihre hohe Empfindlichkeit gegen mechanische Reize vor den übrigen Körperteilen ausgezeichnet sind; aber auch für diese gibt es eine Reizschwelle, die überschritten werden muß, wenn Empfindung eintreten soll. Zu den höchst empfindlichen Orten gehört auch die Hornhaut des Auges; die Qualität der Empfindung ist indessen hier eine abweichende und zwar schmerzhafte. Auf sie wird weiter unten einzugehen sein. Es fallen also tatsächlich die Orte größter thermischer Empfindlichkeit nicht zusammen mit den Orten größter taktiler Empfindlichkeit, woraus die Wahrscheinlichkeit entsteht, daß die beiden Empfindungen durch verschiedene Organe vermittelt werden.

Bei Reizung der Haut durch Borsten oder Haare in der eben geschilderten Weise zeigt sich aber auch ein großer Unterschied zwischen einzelnen Flächenelementen. Hält man sich in der Nähe der Reizschwelle für die untersuchte Hautfläche, so findet man stets den größten Teil der Fläche unempfindlich und nur einzelne Flächenelemente empfindlich; dieselben werden als Druck- oder Tastpunkte bezeichnet. Sie haben eine unveränderliche, von den Warm- und Kaltpunkten verschiedene Lage und sind zahlreicher wie letztere. Ihre Verteilung über die Fläche ist im Gegensatz zu den Temperaturpunkten eine sehr gleichmäßige. An behaarten Hautstellen liegt an jedem Haar ein Tastpunkt; die Zahl der Haare und Tastpunkte stimmt demnach im allgemeinen überein. Projiziert man den Balg des stets schräg in der Haut steckenden Haares auf die Hautoberfläche, so fällt der Tastpunkt in diese Projektion. Es handelt sich also um einen nervösen Apparat, der mit den Haarbälgen in Beziehung steht. An den nicht behaarten Hautstellen (etwa 5 % der Körperoberfläche) ist die Verteilung eine ähnliche, nicht ganz so regelmäßige und vielfach eine dichtere. Folgende Zahlen mögen als Beispiele dienen:

Dichte der Druckpunkte

Unterschenkel	9— 10	pro cm^2
Oberschenkel	10— 22	„
Oberarm	7— 16	„
Unterarm	10— 26	„
Handgelenk	12— 44	„
Daumenballen	111—135	„
Kopfhaut	115—300	„

v. Frey, a. a. O. 222 u. 235; Kiesow in Philos. Stud. **19**, 1902, 260. Bei Kindern ist entsprechend der kleineren Oberfläche die Dichte eine viel größere.

Einige Flächen sind durch die sehr geringe Dichte oder das Fehlen der Tastpunkte ausgezeichnet. Zu diesen gehören: die Bindehaut und Hornhaut des Auges, die Glans penis besonders die Corona glandis, im Munde die Zahnsubstanz, die vorderen Gaumenbögen, wahrscheinlich größere Flächen der Nasenschleimhaut, die Schleimhaut des Magens und des Darms. Was die letzteren beiden Schleimhautflächen betrifft, so ist das Vorhandensein von zentripetalen, durch mechanische Reize erregbaren Nerven durch die dort auslösbaren Reflexe sichergestellt (vgl. S. 151 u. 165). Empfindungen werden durch dieselben aber nicht vermittelt.

Man kann die von den Tastpunkten ausgelösten Empfindungen je nach ihrer Stärke und dem zeitlichen Verlauf in Berührungs- und Druckempfindungen unterscheiden. Erstere sind schwach und flüchtig. Sie werden namentlich von den behaarten Hautstellen vermittelt. Hier genügen auch sehr schwache Reize zu ihrer Auslösung. Obwohl nämlich die zu den Haarbälgen gehörigen Tastpunkte im allgemeinen weniger reizbar sind als die der unbehaarten Tastflächen, sofern die Reize die Haut selbst treffen, so können doch durch Vermittlung der Haare noch Reize wirksam werden, die, wie z. B. ein Lufthauch, auf unbehaarten Stellen nicht empfunden werden. In diesen Fällen wirkt das Haar wie ein zweiarmiger Hebel, dessen Drehpunkt im Niveau der Epidermis liegt. Der lange Hebelarm ist außerhalb der Haut, und seine Bewegungen werden durch die Übertragung auf den intrakutanen Teil verkleinert, aber entsprechend kräftiger. Es besteht zwischen behaarten und unbehaarten Tastflächen ein ähnlicher funktioneller Gegensatz, wie zwischen Zentrum und Peripherie der Netzhaut.

Bedingungen für die Erregung der Druckpunkte. Es ist oben erwähnt worden, daß ein gegebener Druckwert bei kleiner Fläche wirksamer ist als bei großer. Dadurch wird wahrscheinlich, daß es überhaupt nicht der Druck ist, der die Reizung verursacht, sondern die in der Nähe des drückenden Körpers auftretende Verzerrung der Haut, bezw.

die damit gegebenen Druck- und Zugspannungen im Gewebe. Figur 51 stellt einen Dickenschnitt durch eine Hautstelle dar, die durch das aufgelegte, in der Figur schraffierte Gewicht niedergedrückt ist. Durch die ausgezogenen Linien sei die Richtung der Zugspannungen und zugleich der Kurven gleichen Druckes, durch die gestrichelten Linien die Richtung der Druckspannungen oder genauer des größten Druckgefälles angezeigt. Man sieht, daß die Änderungen des Drucks nach der Tiefe am größten sind an den Kanten des Gewichts, kleiner unterhalb der drückenden Fläche. Wächst die drückende Fläche, so nimmt unter ihr das Druckgefälle ab, bei Verkleinerung der Fläche zu. Da die Wirksamkeit auf die Nerven sich in gleicher Richtung ändert, so besteht die Wahrscheinlichkeit, daß die Reizung eine Funktion des Spannungsunterschiedes von Ort zu Ort ist. Allerdings nimmt bei sehr kleinen Flächen unterhalb 0,5 mm² die Wirksamkeit eines gegebenen Druckwertes wieder ab; dies läßt sich aber leicht erklären unter der Annahme, daß die empfindlichen Nervenenden nicht an der Oberfläche der Haut (in der Epidermis), sondern etwas tiefer liegen, wie weiter unten noch erörtert werden wird (v. Frey u. Kiesow, Z. f. Ps. **20**, 1899, 126). Selbstverständlich muß die Herstellung des reizenden Spannungsunterschiedes mit einer gewissen Raschheit geschehen, wenn eine Wirkung erzielt werden soll (v. Frey, a. a. O. 198). Es ist das eine Forderung, die für alle Nerven- und Muskelreize gilt.

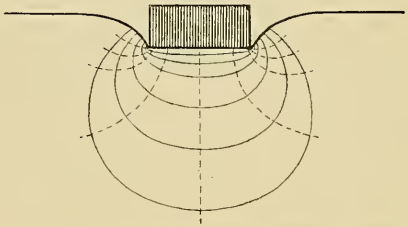


Fig. 51. Deformation einer Hautstelle durch ein aufgelegtes Gewicht (schematischer Dickenschnitt). Kurven der Zugspannungen (ausgezogen) und der Druckspannungen (gestrichelt.)

Mit der Annahme, daß der Spannungsunterschied in der Haut oder das Spannungsgefälle die Ursache der Reizung ist, verträgt sich sehr gut die Beobachtung, daß Druck- und Zugreize ceteris paribus gleich gut wirken (v. Frey, Leipz. Ber. 1897, 462 und G. P. Clark, Americ. J. of P. **1**, 1898, 346), ferner, daß in der Haut zurückbleibende, den Reiz überdauernde Deformationen, sog. Druckbilder, eine Fortdauer des Reizes vortäuschen können. Hier wird durch die von dem Reize geschaffene Verschiebung der Gewebsflüssigkeit die Rückkehr in die normale Gewebsspannung aufgehalten. Es liegt nahe, die Verschiebung der Gewebsflüssigkeit, eventuell unter Eintritt von Konzentrationsänderungen, direkt als Reizursache anzusprechen.

Die Wirkung aller mechanischen Reize verblaßt in kurzer Zeit, um so rascher, je kleiner die Reizfläche ist. Ob es sich hier um eine Ermüdungserscheinung handelt oder, was wahrscheinlicher, um eine Art von Einstellung des nervösen Apparates auf die neuen Spannungsverhält-

nisse der Haut, kann gegenwärtig noch nicht entschieden werden. Man vergleiche damit die Einstellung der thermischen Indifferenzstrecke.

Die Tastnerven der Haut können ebenso wie die Temperaturnerven elektrisch gereizt werden. Verwendet man als differente Elektrode einen feinen Draht oder einen feinen Pinsel, so erhält man je nach der gereizten Hautstelle verschiedene Empfindungen: Wärme, Kälte, stechenden Schmerz oder ein eigentümliches Schwirren; letzteres ist auf den Tastpunkten zu erhalten. Die Stromstärken sind für die verschiedenen Empfindungen nahezu gleich. An den behaarten Hautstellen tritt das schmerzhafte Stechen meist schon bei den schwächsten wirksamen Strömen auf, das Schwirren bei etwas stärkeren. Auf den eigentlichen Tastflächen, auf Zungen- und Wangenschleimhaut überwiegt das Schwirren. Es ist bei Anwendung von Wechselströmen anhaltend, bei konstanten Strömen rasch abklingend.

Die Unterschieds- und Raumschwelle im Gebiete des Tastsinns. An die Leistungen des Tastsinns knüpfen sich zwei Fragestellungen, die von großem physiologischen und psychologischen Interesse sind und eine umfangreiche Litteratur hervorgerufen haben. Die erste ist gerichtet auf die Bestimmung der Unterschiedsschwelle, die zweite forscht nach dem Ursprung der räumlichen Ordnung der Tastempfindungen. Beide Aufgaben sind zuerst von E. H. Weber in Angriff genommen worden.

Weber ließ Gewichte heben oder belastete unterstützte Hautstellen durch dieselben und bestimmte das Zusatzgewicht, das nötig war, um eine merkliche Verstärkung der Empfindungen hervorzurufen. Er fand dasselbe von endlicher und wechselnder Größe und zwar um so größer, je schwerer das Ausgangsgewicht war. Es war mit andern Worten nötig, daß das Zusatzgewicht einen bestimmten Bruchteil des Ausgangsgewichtes darstellte. Die beiden Methoden gaben prinzipiell übereinstimmende, in bezug auf den Wert des Bruches aber verschiedene Resultate. Wurden die Gewichte auf die unterstützte Haut gelegt, so mußte das zweite mindestens um $^1/_{30}$ schwerer sein als das erste, wenn es unterschieden werden sollte. Wurden die Gewichte dagegen gehoben, so wurde schon durch einen Zusatz von $^1/_{40}$ des Ausgangsgewichts die Unterschiedsschwelle erreicht. Da im letzteren Falle neben den Tastempfindungen auch Bewegungsempfindungen entstehen, so steht zur Beurteilung der Gewichte eine größere Zahl von Nachrichten zu Gebote; die bessere Unterscheidung wird dadurch verständlich.

Das von Weber aufgedeckte Verhalten ist von Fechner verallgemeinert worden in dem Satze: Ein Unterschied zweier Reize wird immer gleich groß empfunden, wenn sein Verhältnis zu den Reizen, zwischen denen er besteht, dasselbe bleibt. Indem also Fechner die eben merklichen Empfindungsunterschiede als konstante Größen betrachtete und

weiter annahm, daß das Webersche Gesetz auch für unendlich kleine Reiz- und Empfindungsunterschiede gültig bleibt, gelangte er dazu, die funktionellen Beziehungen zwischen den physiologischen und psychischen Vorgängen durch die sog. psychophysische Maßformel auszudrücken.

In neuerer Zeit ausgeführte Nachprüfungen haben ergeben, daß die Voraussetzungen Fechners keineswegs zutreffend sind. Die eben merklichen Empfindungsunterschiede sind nicht konstant, hängen vielmehr selbst wieder von der Intensität der Empfindung ab. Das Webersche Gesetz drückt also nicht eine Beziehung aus zwischen Reizunterschieden einerseits und Empfindungsunterschieden andrerseits, sondern stellt fest, welche Reizunterschiede vorhanden sein müssen, damit die entsprechenden Empfindungsunterschiede einen gleichen Grad von Merklichkeit erlangen (vgl. Ament, Diss. Würzburg, 1900 und Külpe, Congrès de Psychologie, Paris 1900). Dem Weberschen Gesetze kann daher, wenigstens in seiner Anwendung auf ebenmerkliche Unterschiede nur noch eine psychologische Deutung gegeben werden.

Ein befriedigender Nachweis der Gültigkeit des Weberschen Gesetzes bezw. seiner Gültigkeitsgrenzen innerhalb des Gebietes des Tastsinns steht noch aus. Die Versuche Webers sind nicht einwandfrei, wenn es als Aufgabe der Methode betrachtet wird, nur die Intensität der Reize zu ändern. Bei dem abwechslungsweisen Auflegen von Gewichten auf eine Hautstelle ist, ohne besondere Vorsichtsmaßregeln, die Benützung stets derselben Hautfläche nicht entfernt gesichert, auch führt die Vergrößerung des Gewichts zu einer Vergrößerung der Deformation und damit der Zahl der in Anspruch genommenen Tastpunkte. Völlig einwandfrei wären Versuche über die Unterschiedsschwelle an einzelnen Tastpunkten. Dieser Aufgabe stehen aber große technische Schwierigkeiten entgegen, so daß die Ausführbarkeit noch sehr in Frage steht.

Die Tastempfindungen sind wie die Gesichtsempfindungen durch ihre räumliche Bestimmung ausgezeichnet. Sie sind, wenn der Gesichtssinn fehlt, zur vollständigen Ausbildung der Raumanschauung ausreichend. Berührt man die Haut einer Versuchsperson und läßt sie dann den vermeintlichen Ort der Reizung bezeichnen, so werden, wie E. H. Weber fand (Leipz. Ber. 1852, 87) stets Fehler gemacht, die in ihrer Größe eine Abhängigkeit von dem gereizten Körperabschnitt zeigen. Durch spätere Untersucher wurde der Einfluß studiert, den die Stärke und Dauer der Berührung und namentlich das Aufzeigungsverfahren des Reagenten auf die Resultate ausübt (vergl. V. Henri, Die Raumwahrnehmungen des Tastsinns, Berlin 1898 S. 90 u. ff.). Man kann sagen, daß zwar jede Tastempfindung eine räumliche Bestimmung besitzt, daß dieselbe aber wenig genau ist, und namentlich bei schwachen und kurzdauernden Reizen sehr unsicher werden kann. Irrtümer über den berührten Gliederabschnitt

kommen ziemlich häufig vor. Henri fand, daß Berührungen der Haut in der Gegend eines Gelenks in der Regel zu schärferen Lagebestimmungen führt, als eine Berührung zwischen zwei Gelenken (a. a. O. 123). Da die Haut über den Gelenken bei den Bewegungen beständigen Spannungsänderungen ausgesetzt ist, so darf wohl angenommen werden, daß die von diesen Hautstellen kommenden Empfindungen für das Bewußtsein in höherem Grade präsent und daher leichter wieder erkennbar sind, als die von anderen Stellen.

Ist nun aber das Raumbild des Körpers kein richtiges, so könnte es doch ein vollständiges sein insofern, als jeder Punkt der Haut eine einfache Repräsentation in dem verzerrten Raumbilde besitzen könnte.

Zur Prüfung dieser Möglichkeit benutzte E. H. Weber das Verfahren, gleichzeitig zwei Punkte der Haut durch die Spitzen eines geöffneten Zirkels zu berühren. War die Unterscheidung eine unvollkommene, so mußte unterhalb eines gegenwärtig als Raumschwelle bezeichneten Abstandes der Eindruck eines einfachen Reizes entstehen. Je kleiner der unterscheidbare Abstand, desto feiner der „Ortssinn" der Hautstelle. Die großen Unterschiede, die in dieser Richtung bestehen, kommen in einer Tabelle zum Ausdruck, die Weber auf Grund seiner Versuche aufgestellt hat, und die 41 verschiedene Hautstellen umfaßt. Aus derselben seien nur folgende Werte angeführt:

An der Zungenspitze	1 mm
An den Fingerspitzen	2 „
Am roten Teile der Lippen	4,5 „
Am oberen und unteren Teile des Unterarms	41 „
des Unterschenkels	41 „
Am Rückgrate, Mitte des Halses und Rückens	68 „

Vgl. E. H. Weber, Tastsinn u. Gemeingefühl S. 78. Die im Gebrauch bevorzugten Tastflächen stehen an erster Stelle, die Rückenhaut an letzter.

Berücksichtigt man die Dichte der Tastpunkte, so fällt an den Fingerspitzen Feinheit des Ortssinns und große Dichte der Tastpunkte zusammen. Dagegen hat die Rückenhaut, trotz ihres geringen Ortssinns eine größere Dichte der Tastpunkte als Unterarm oder Unterschenkel (Kiesow und Fontana, Accad. dei Lincei 7 luglio 1901). Der Wert der Raumschwelle steht daher nicht in einfacher Beziehung zur Dichte der Nervenenden oder zu der der Nervenfasern, wie Weber seinerzeit glaubte (a. a. O. 61 und Leipz. Ber. 1852, 101). Solchen Annahmen widerspricht auch die Erfahrung, daß die Werte der Raumschwelle variabel sind. Bei größerer Aufmerksamkeit und Übung verkleinern sich die Werte, namentlich aber dann, wenn die Reize nicht gleichzeitig, sondern nacheinander gegeben werden. Im letzteren Falle tritt eine so bedeutende Verkleinerung der Schwellenwerte ein, daß man von einer besonderen Sukzessivschwelle im Gegensatz zur Simultan-

schwelle sprechen muß (v. Frey, Würzb. Ber. 15. Nov. 1899). Darauf gerichtete Versuche haben ergeben, daß die Sukzessivschwelle bis auf den Abstand benachbarter Tastpunkte herabgeht, mit anderen Worten, daß jeder Tastpunkt von jedem anderen unterschieden werden kann. Am leichtesten geschieht die Unterscheidung bei einem Reizintervall von etwa einer Sekunde. Bei größeren oder kleineren Intervallen wird die Unterscheidung erschwert, bei gleichzeitiger Reizung unmöglich. Im letzteren Falle tritt eine Verschmelzung der beiden Reize auch in Bezug auf ihre Intensität ein (Brückner, Z. f. Ps. **26**, 1901, 33). Dies deutet auf eine zentrale Diffusion peripher getrennter Erregungen. Wenn trotzdem die Verschmelzung bei sukzessiver Reizung unterbleibt, so dürfte dies in dem ungleichzeitigen Abklingen der Erregung innerhalb der zentralen Ausbreitungsbezirke begründet sein (vgl. v. Frey, Würzb. Ber. 1899).

Die Versuche über die Größe der Sukzessivschwelle haben aber ferner ergeben, daß die Unterscheidung zweier Reize nicht gleichbedeutend ist mit ihrer Lokalisation. Bei voller Sicherheit über die Verschiedenheit der beiden Reize kann der Reagent ganz unsicher sein über ihre Lagebeziehungen. Sollen letztere mit einiger Sicherheit erkannt werden, so muß die Entfernung der Reize um das mehrfache größer gewählt werden als der Abstand zweier benachbarter Tastpunkte. Es wird daher eine dritte, zwischen den Werten der Sukzessiv- und Simultanschwelle liegende Richtungsschwelle anzunehmen sein. Aus diesen Erfahrungen muß geschlossen werden, daß der Unterschied zwischen den aus verschiedenen Tastpunkten kommenden Erregungen zunächst ein rein qualitativer oder individueller ist, und daß die Umwertung zu räumlichen Unterschieden erst durch einen weiteren psychologischen Prozeß erfolgt. Es ist sehr wahrscheinlich, daß dieser Prozeß in einer Kombination von Tast- und Bewegungsempfindungen besteht. Vgl. Wundt, Beiträge zur Theorie der Sinneswahrnehmungen, Leipzig 1862, 45; Physiologische Psychologie, II, Leipzig 1893, 32; Helmholtz, Die Tatsachen in der Wahrnehmung, Vorträge und Reden, II, Braunschweig 1884, 227 ff.

3. Schmerzempfindung. Zu den von der Haut auslösbaren Empfindungen gehört der Schmerz; er muß, wie die Empfindungen der Kälte, der Wärme und des Drucks als eine Empfindung besonderer Art, als elementarer, nicht weiter zerlegbarer Bestandteil des Bewußtseins betrachtet werden. Denn wenn er auch häufig mit anderen Empfindungen zusammen vorkommt, so ist er doch in seiner Intensität von diesen nicht abhängig und kann unter Umständen sogar ohne dieselben auftreten.

Der Schmerz unterscheidet sich von den anderen von der Haut zu erregenden Empfindungen nicht nur durch seine besondere Qualität, sondern auch dadurch, daß er in viel höherem Grade wie jene von Gefühlsbetonung, speziell Unlustgefühlen begleitet ist, physiologisch aber durch

den Umstand, daß er nicht nur von der Haut, sondern auch von einer großen Zahl innerer Organe ausgelöst werden kann. Eine weitere Eigentümlichkeit der Schmerzempfindungen ist ihre enge Beziehung zu den Reflexbewegungen.

Schmerzempfindlich ist nicht nur die Haut, und zwar wie es scheint in allen ihren Schichten, sondern auch die Muskulatur, quergestreifte und glatte. Quetschungen und Zerreißungen von Muskeln, pathologische Veränderungen in ihnen, wie die unter dem Namen der rheumatischen bekannten, sind von großer Schmerzhaftigkeit. Heftige Kontraktionen der glatten Muskeln werden von Kolikschmerzen bezw. Wehen begleitet. Auch die anderen Teile des Bewegungsapparates, Sehnen (oder Sehnenscheiden?), die Gelenke, die Knochenhaut (Periost) sind schmerzempfindlich. Von den Drüsen sind sicher schmerzempfindlich die Geschlechtsdrüsen, während diese Eigenschaft von anderen Drüsen nicht so sicher behauptet werden kann. Auffällig ist, daß in der Lunge ausgedehnte Veränderungen ohne Schmerzen Platz greifen können. Zu den nicht schmerzempfindlichen Organen rechnet man auch das Gehirn, besonders die Rinde desselben, während die Hirnhäute schmerzhaft sind. Nicht schmerzempfindlich ist die Schleimhaut des Darms und des Magens, ebenso nach Lenander (Zentralbl. f. Chirurgie 1900/1901) das Peritoneum viscerale, während das parietale sehr empfindlich sein soll. Sehr gering ist die Schmerzempfindlichkeit der Mundhöhle (Zähne, Zungenspitze und Lippenschleimhaut ausgenommen), für eine größere Fläche der Backenschleimhaut hat Kiesow sogar das Fehlen der Schmerzempfindung wahrscheinlich gemacht (Phil. Studien **9**, 1894, 510).

Die Schmerzempfindungen der inneren Organe sind wohl von anderem Charakter wie die der Haut. Schwache Schmerzempfindungen der Haut werden als Jucken, stärkere als Stechen, Brennen, Beißen, Schneiden bezeichnet. Es hängt dies teils von dem zeitlichen Verlauf und der räumlichen Ausbreitung des Schmerzes, teils von begleitenden andersartigen Empfindungen ab. Innere Schmerzen sind von anderen Empfindungen nicht begleitet, sind räumlich nicht so scharf umschrieben und in der Regel auch zeitlich sehr ausgedehnt. Man nennt solche Schmerzen dumpf.

Schmerzempfindung kann auf sehr verschiedene Weise erregt werden: Mechanisch, thermisch, elektrisch und chemisch. Bei mechanischer und thermischer Reizung bedarf es im allgemeinen höherer Intensitäten als sie für die Tast- und Temperaturnerven nötig sind, ein Umstand, der die Meinung erzeugt hat, daß der Schmerz bei genügend starker Erregung durch die Tast- bezw. Temperaturnerven vermittelt werde. Für die elektrische Reizung gilt diese Verschiedenheit der Reizschwellen aber nicht. Sie führt bei Anwendung einer sehr kleinflächigen differenten Elektrode, namentlich an den behaarten Körperstellen, bei derselben oder selbst bei geringerer Intensität zur Schmerzempfindung als zur Tastempfindung. Chemische Reize,

z. B. Tröpfchen starker Säuren auf die Haut gebracht, wirken ausschließlich schmerzhaft. Hier könnte der, wie sich unten zeigen wird, berechtigte Einwand gemacht werden, daß die Schmerznerven als die oberflächlichsten zuerst ergriffen werden. Indessen sind auch chemische Änderungen im Innern der Haut vorwiegend oder ausschließlich schmerzhaft, wie man sich durch intrakutane Injektionen von hypo- oder hypertonischen Salzlösungen leicht überzeugen kann. Man vergleiche hiermit auch die Schmerzhaftigkeit in der Gegend eines Entzündungshofes. Es scheinen also in der Tat die Nerven für die Schmerzempfindung auf chemische Reizung am leichtesten anzusprechen; sie ist, wie man zu sagen pflegt, die adäquate Reizung. Es bedarf hierzu nicht des Eindringens chemischer Substanzen von außen her, sondern es sind offenbar auch die Stoffe wirksam, die bei dem Zerfall entzündeter Gewebe im Körper entstehen. Hierher gehört wohl auch die Schmerzhaftigkeit mancher bösartigen Neubildungen. Ausschließliche Erregung der Schmerzempfindung gelingt übrigens auch bei sehr kleinflächiger Wärmereizung, wenn man den Kunstgriff gebraucht, die Reizung an solchen Hautstellen vorzunehmen, an welchen die Temperaturpunkte besonders weit auseinander stehen, wie z. B. am Unterschenkel. Konzentriert man das Sonnenbildchen einer Sammellinse auf die für Temperaturen unempfindlichen Flächenstücke, so wirkt es schmerzhaft ohne andere begleitende Empfindungen (s. o. S. 311).

Der letztere Versuch beweist aber weiter, daß Organe für die Schmerzempfindungen auch da vorhanden sein müssen, wo thermische Organe fehlen, und dasselbe läßt sich in bezug auf die Tastorgane sagen. Bei elektrischer kleinflächiger Reizung der Haut durch den faradischen Strom oder durch die Funken einer Elektrisiermaschine zeigen sich die schmerzempfindlichen Orte ganz unabhängig von der Lage der Tastpunkte. Man hat versucht, auch hier gewisse, besonders leicht schmerzhaft erregbare Punkte auf der Haut festzulegen und hat sie als Schmerzpunkte bezeichnet in Analogie mit den Bezeichnungen für die anderen Sinnesapparate der Haut. Die Aufgabe stößt aber auf besonders große Schwierigkeiten, weil die Dichte dieser Punkte an den meisten Orten die der anderen weit übertrifft, so daß die zur isolierten Reizung üblichen Methoden nahe an die Grenze ihrer Leistungsfähigkeit kommen. Doch ist nach diesen Versuchen ganz sicher, daß auch die Schmerzempfindlichkeit der Haut keine kontinuierliche ist. Besonders deutlich wird dies durch das Vorhandensein wirklicher Lücken, wie z. B. die Kiesowsche Stelle an der Backenschleimhaut eine solche darstellt.

Die Verschiedenheit der schmerzempfindlichen Apparate von den bisher besprochenen wird auch durch ihre eigentümliche Reaktionsweise bewiesen. Auf schwache Schmerzreize kommt die Empfindung sehr spät, so daß eine eventuell nebenher gehende thermische oder taktile Reizung durch ein deutliches empfindungsfreies Intervall von der Schmerzempfin-

dung getrennt sein kann. Ob dies auf einem physikalischen Grunde beruht, d. h. auf dem Umstande, daß die zur Erregung der Schmerznerven nötige chemische Veränderung erst so langsam vor sich geht, oder ob es auf einer verspäteten Perzeption beruht, läßt sich gegenwärtig noch nicht sagen. Daß bei schmerzhaften Empfindungen die Erscheinungen der Summation und die damit eng zusammenhängende einer verspäteten Perzeption eine Rolle spielen, ist namentlich aus pathologischen Beobachtungen bekannt. Naunyn, A. e. P. **25**, 1889, 272; Strümpell, Spez. Path. u. Therap. 1896, Bd. 3, S. 8.

Eine Folge der trägen Reaktion der schmerzempfindlichen Organe ist ferner, daß sie raschen Schwankungen des Reizes nicht zu folgen im stande sind, so daß ein intermittierender Reiz leicht zu einer andauernden Empfindung zusammenfließt. Endlich haben schmerzhafte Reize in der Regel eine lange Nachdauer. Über das Auftreten von zwei durch ein Intervall getrennten schmerzhaften Empfindungen infolge einer einzigen kurzdauernden Reizung vgl. Thunberg, Sk. A. **12**, 1901, 394.

Die Sinnesfunktionen der Haut und die Form der Nervenenden. Die eingangs ausgesprochene Vermutung, daß in all den Fällen, wo von einer scheinbar homogenen Sinnesfläche verschiedenartige Empfindungen erregt werden können, verschiedenartige Nerven und Nervenenden vorliegen, hat sich durchweg als begründet herausgestellt. Es erscheint jetzt angezeigt, unter den in der Haut anatomisch nachgewiesenen verschiedenen Formen von Nervenendigungen eine Auswahl zu treffen in der Absicht, für die einzelnen Empfindungsqualitäten die zugehörigen Formen zu bestimmen.

Am einfachsten liegen die Dinge in bezug auf den Tastsinn. Für die behaarten Körperflächen ist auf experimentellem Wege seine Beziehung zu den Haaren sichergestellt. Nun findet sich in der Tat, wie Bonnet (Morph. Jahrb. **4**, 1878, 329) zuerst gezeigt hat, an jedem Haare eine charakteristische Form von Nervenendigung, welche an den sogen. Tasthaaren der Raubtiere eine besondere Ausbildung erfährt und daher wiederholt anatomisch genau untersucht worden ist. Diese Formen von Nervenenden, die man als Nervenkränze der Haare bezeichnen kann, sind demnach als die Enden der Tastnerven zu betrachten, soweit sie behaarte Haut versorgen. Für die unbehaarten Tastflächen der Extremitäten stehen eine große Zahl verschiedener Formen zur Wahl. Körperchen von Vater-Pacini, von Golgi-Mazzoni, Endkolben von Krause, Meißnersche Körperchen, die Nervenenden von Ruffini, Merkelsche Tastzellen und freie Nervenenden.

Bei der Wahl muß vor allem der Anforderung zureichender Häufigkeit genügt werden. Denn die Dichte der Tastorgane muß ja mindestens der Dichte der experimentell nachweisbaren empfindlichen Tastpunkte ent-

sprechen. In dieser Richtung ist nur eine Form bekannt, welche dieser Forderung genügt, nämlich die Meißnerschen Körperchen (Meißner, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Haut, Leipzig 1853). Ihre oberflächliche Lage innerhalb der Cutis entspricht der scharfen Abgrenzbarkeit der Tastpunkte auf experimentellem Wege, ihrer Zugänglichkeit für den elektrischen Reiz, im Gegensatz zu den Haarnerven, und dem Verlust der Druckempfindung in Gebieten narbiger Veränderung der Haut.

Was die Organe für die Temperaturempfindungen betrifft, so wird man die spezifischen Formen am sichersten dort suchen, wo unter möglichstem Ausschluß anderer Empfindungsqualitäten die Temperaturempfindung gut entwickelt ist. In dieser Hinsicht bietet das Auge ein besonderes Interesse dar. Der Bindehaut und Hornhaut fehlt der Tastsinn und die Wärmeempfindung, während Kälte- und Schmerzempfindung sehr gut vertreten sind. Die Kälteempfindung ist ferner beschränkt auf die Bindehaut und auf den Randteil der Hornhaut, an welch letzterem Orte sie sehr entwickelt ist. Nur an diesen Stellen findet man nun, wie Dogiel gezeigt hat, in großer Zahl die sog. Endkolben, so daß sie als Organe für die Kälteempfindungen angesprochen werden dürfen.

Endkolben sind ferner an der sehr stark kälteempfindlichen Glans penis in besonders großer Zahl und auffallender Größe nachgewiesen, sie sind beobachtet in den Schleimhäuten des Mundes und in neuerer Zeit auch in der äußeren Haut (Smirnow, Internat. Monatschr. f. A. u. P. **10**, 1893, 241). Die von Ruffini (Siena 1893) beschriebenen Fiochetti papillari dürften als kleinere Formen derselben Art anzusprechen sein.

Die Mitte der Hornhaut besitzt nur Schmerzempfindungen und hier findet sich nach den gegenwärtigen Kenntnissen auch nur eine Art von Nervenendigung, die sog. freien intraepithelialen Enden an nicht differenzierten Zellen, wie sie von J. Cohnheim, A. p. A. **38**, 1866, zuerst beschrieben worden sind. Derartige Enden sind in neuerer Zeit zahlreich an den verschiedensten Epithelien, aber auch im Innern von Geweben nicht ektodermalen Ursprungs nachgewiesen, so daß ihre Beziehung zu den verschiedenen Arten der Schmerzempfindungen gerade durch diese außerordentlich große Verbreitung an Wahrscheinlichkeit gewinnt. Es verdient ferner ausdrückliche Erwähnung, daß für die Enden der Schmerznerven in der Haut eine sehr oberflächliche Lage gefordert werden muß, wie aus den Versuchen von v. Frey (Leipz. Ber. 1894, 290; Leipz. Abh. **23**, 1896, 249) und Thunberg (Sk. A. **11**, 1901, 382) hervorgeht.

Im Gegensatz dazu muß für die Nervenenden, welche die Wärmeempfindung vermitteln, eine tiefe Lage vorausgesetzt werden. Hierfür spricht die Schwierigkeit der scharfen örtlichen Bestimmung der Wärmepunkte, sowie die Versuchsergebnisse von Thunberg. Es kämen somit in Betracht die Körperchen von Pacini, von Golgi-Mazzoni und die neuerdings beschriebenen Formen von Ruffini (A. ital. d. B. **21**, 1894, 249). Die

Körperchen von Vater-Pacini sowie die von Golgi-Mazzoni sind in ihrem Bau außerordentlich ähnlich und daher vielleicht auch funktionell identisch. Die Verbreitung der Vaterschen Körperchen entspricht nicht den Erwartungen, die an ein Organ für die Wärmeempfindung gestellt werden müssen; die Verbreitung der beiden anderen Formen ist noch zu wenig bekannt. Doch spricht der Umstand, daß sich die Form Ruffini im Augenlid findet, wo die Wärmeempfindlichkeit sehr groß ist, für ihre Beziehung zu dieser Qualität. Man vergl. hierüber v. Frey, Leipz. Ber. 1895, 178; Leipz. Abh. **23**, 1896, 253.

Je spezifischer die Anspruchsfähigkeit für bestimmte Reize entwickelt ist, desto spezifischer muß der anatomische Bau des Organs sein und desto größer der Schutz gegen andersartige Beanspruchung. Freie Nervenenden sind den verschiedensten Angriffen, namentlich chemischer Natur, ungeschützt preisgegeben, woraus ihre große Empfindlichkeit gegen chemische und elektrische Reizung verständlich sein würde.

Die Geschmacksempfindungen.

In naher Beziehung zu den von der Haut auslösbaren Empfindungen stehen eine Anzahl weiterer, welche von den zum Ektoderm gehörigen Schleimhäuten des Mundes und der Nase erregt werden können: Im Munde die Geschmacksempfindung, in der Nase die Geruchsempfindung.

Stellt man sich die Aufgabe, die Geschmacksempfindung zu untersuchen, so muß vor allem die Verquickung mit anderen Empfindungen vermieden werden. Solche Verquickungen kommen äußerst häufig, ja sogar in der Regel zu stande: 1. mit Geruchsempfindungen, 2. mit Temperatur-, Tast- und Schmerzempfindungen. Nur solche Empfindungen, welche nach Ausschluß der eben genannten noch in der Mundhöhle auslösbar bleiben, sollen als Geschmacksempfindungen bezeichnet werden.

Der Ausschluß von Geruchsempfindungen ist durch Verschluß der Nase leicht zu bewerkstelligen; Temperaturempfindungen zumeist durch die richtige Temperierung der zu schmeckenden Stoffe. Tast- und Schmerzempfindungen können in der Regel vermieden werden, wenn man die Stoffe nicht nur in einer, sondern in verschiedenen, passend gewählten Konzentrationen einwirken läßt. Man wird dann wohl immer eine solche ausfindig machen können, bei welcher die begleitenden Empfindungen zurücktreten, während die Geschmacksempfindung bestehen bleibt. So fällt z. B. das Gefühl des „Stumpfseins“ oder der Rauhigkeit der Zähne, welches durch Säure hervorgerufen und durch den Tastsinn vermittelt wird, bei genügender Verdünnung fort, während der saure Geschmack erhalten bleibt.

Derselbe Kunstgriff ist aber noch in einer anderen Richtung nützlich. Nimmt man an, daß auch für den Geschmack nicht einerlei, sondern

verschiedenartige Endorgane zur Verfügung stehen, welche die besonderen Qualitäten dieses Empfindungsgebietes repräsentieren, so wird man durch steigende Verdünnung, d. h. Abschwächung des Reizes voraussichtlich im stande sein, die etwa in einer Mischempfindung enthaltenen Komponenten herauszulösen. Nach dieser Methode vorgehend wird man nur diejenigen Geschmacksarten als einfache oder elementare gelten lassen, welche bei zunehmender Verdünnung schwächer werden, aber nicht in einen anderen Geschmack umschlagen. Findet letzteres statt, so ist mit großer Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß der schließlich auftretende Geschmackscharakter zwar auch schon früher, bei höherer Konzentration vorhanden war, aber durch das Vordringen einer anderen Komponente oder durch die Mischung mit einer solchen der Beobachtung sich entzog.

Eine solche, den hier aufgestellten Forderungen an eine elementare Geschmacksempfindung entsprechende Geschmacksart ist der saure Geschmack. Er hat dazu geführt, eine große Zahl von übrigens sehr verschieden zusammengesetzten Stoffen, welche sich durch diesen Geschmack übereinstimmend auszeichnen, als Säuren zusammenzufassen. Heutzutage beruht die Zuerkennung des Säurecharakters an einen Stoff allerdings nicht mehr auf dieser Geschmacksreaktion, sondern auf dem Vorhandensein anderer Eigenschaften, wie der Rötung von Lackmuspapier oder der Entwicklung von Wasserstoff in Berührung mit Metallen. Die Stärke einer Säure wird gemessen durch die Konzentration der Wasserstoffionen in ihrer wässrigen Lösung. Von ihr scheint auch die Intensität des sauren Geschmacks abzuhängen, denn Richards (Chem. Zentralbl. 1898, I, 704) fand den Schwellenwert verschiedener Säuren bei gleichen Konzentrationen der Wasserstoffionen.

Ein zweiter als einfach zu bezeichnender Geschmack ist der salzige. Um ihn rein zu erhalten, eignet sich eine 2 % Lösung von NaCl. Auch hier deckt sich das physiologische Merkzeichen mit dem chemischen insofern, als die neutralen Salze nicht nur des Natriums, sondern auch der übrigen Alkalien denselben Geschmack besitzen, am deutlichsten die Halogensalze. Benützt man Salze anderer Anionen, so ändert sich der Geschmack bezw. es kommen noch weitere Komponenten hinzu. So schmeckt zwar eine 5 % Lösung von schwefelsaurem Natrium namentlich an den Zungenrändern salzig, doch gesellt sich am Zungengrunde deutlich ein bitterer Geschmack hinzu. Ganz zurück tritt der salzige Geschmack bei den Salzen der alkalischen Erden. 10 % $MgSO_4$ schmeckt, wie schon der Name Bittersalz sagt, sehr stark bitter; daneben erregt es aber auf der Zungenspitze noch andere Geschmacksempfindungen. Das Auftreten solcher Mischgeschmäcke läßt sich vielleicht aus der Dissoziation dieser Salze in wässriger Lösung erklären. Höber und Kiesow, welche diese Verhältnisse genauer studiert haben, kommen zu dem Schlusse, daß der salzige Geschmack der Alkali-, Am-

monium- und Magnesiumsalze durch das Anion bedingt ist (Z. phk. C. **27**, 1898, 601).

Zu den einfachen Geschmacksempfindungen in dem oben definierten Sinne gehört ferner die Empfindung süß. Sie wird erzeugt durch eine Gruppe von Stoffen, denen ein einheitlicher chemischer Charakter vorläufig nicht zugeschrieben werden kann; doch fehlt es nicht an Beziehungen zwischen dieser Geschmacksqualität und der chemischen Konstitution. So sind alle zwei- und mehrwertigen Alkohole der aliphatischen Kohlenwasserstoffe süß, und wenn diese Eigenschaft auch mit zunehmendem Molekulargewicht abzunehmen scheint, so dürfte dies mit der abnehmenden Löslichkeit in Wasser bezw. Speichel zusammenhängen. Süßschmeckend sind ferner im allgemeinen die Aldehyde und Ketone dieser Alkohole, speziell die der sechswertigen Alkohole, die sog. Hexosen und deren Polymerisationsprodukte, die Di- und Polysaccharide, wobei auch wieder mit zunehmender Größe des Moleküls die Süße abnimmt. Die Beziehungen zwischen chemischer Konstitution und Süßigkeit sind aber durch die ausgesprochene Regel nicht erschöpft. Dies geht aus gewissen Ausnahmen hervor, die sich in der Gruppe der Kohlehydrate finden. So schmeckt die der d-Glukose stereoisomere d-Mannose nicht süß, sondern bitter, Rohrzucker und Milchzucker sind bei gleicher empirischer Zusammensetzung von ganz verschiedener Süße; Raffinose ist geschmacklos (Beilstein, 3. Aufl. I. 1072), während die viel größeren Moleküle der Dextrine und Gummiarten einen wenn auch schwachen, so doch unzweifelhaften Süßgeschmack besitzen.

Berücksichtigt man weiter, daß Stoffe ganz anderer Zusammensetzung, wie das Anhydrid der Sulfaminbenzoësäure (das Saccharin), das neutrale Bleiacetat (Bleizucker), die Berilliumsalze, das d-Asparagin, Chloroform, sowie stark verdünnte Laugen süß schmecken, so muß man gestehen, daß eine allen diesen Stoffen gemeinsame chemische Eigenschaft vorläufig nicht angegeben werden kann.

Ähnlich verhält es sich mit dem bitteren Geschmack. Auch hier läßt sich eine Gruppe chemisch zusammengehöriger Stoffe, nämlich die Alkaloide nennen, welchen fast ausnahmslos bitterer Geschmack zukommt. Aber wiederum gibt es auch eine nicht geringe Zahl chemisch nicht verwandter Körper, denen ebenfalls bitterer Geschmack zukommt. Hierher gehören die d-Mannose, die Glukoside, Äther, viele Salze, wie Glaubersalz, Bittersalz, die Laugen in nicht zu starker Verdünnung u. a. m.

Die Organe der Geschmacksempfindung. Bei der beschränkten Ausdehnung der schmeckfähigen Flächen wird man nur solchen Endorganen die Fähigkeit der Geschmackserregung zuschreiben, welche ausschließlich innerhalb der fraglichen Fläche vorkommen. Als solche Organe werden die sog. Geschmacksknospen oder Schmeckbecher betrachtet. Zwei Gründe sprechen für diese Annahme.

1. Finden sich diese eigentümlichen Gebilde nur in den schmeckfähigen Flächen und am dichtesten dort, wo die Schmeckfähigkeit am größten ist.

2. Läßt sich vivisektorisch eine Beziehung des Geschmacksnerven, des N. glossopharyngeus, zu diesen Gebilden nachweisen. Denn nach Durchschneidung dieses Nerven veröden die Schmeckbecher im Gebiet der Papillae circumvallatae und foliatae (v. Vintschgau u. Hönigschmied, A. g. P. **14**, 1877, 443; v. Vintschgau, ebenda **23**, 1880, 1). Die Schmeckbecher in der vorderen Hälfte der Mundhöhle erhalten ihre Nerven aus dem dritten Ast des Trigeminus, dem sie durch die Chorda zugeführt werden. Erkrankungen des Mittelohrs führen daher leicht zu Störungen des Geschmacks im vorderen Abschnitt der Zunge. Die Herkunft der in der Chorda verlaufenden Geschmacksfasern ist noch strittig. Ausrottung des Gasserschen Knotens schädigt zuweilen den Geschmack im vorderen Zungenteil oder hebt ihn auf, während in anderen Fällen eine Wirkung ausbleibt. Fedor Krause, Neuralgie d. Trigeminus, Leipz. 1896, 82 ff.

Auf der Zunge finden sich Schmeckbecher hauptsächlich in den die Papillae circumvallatae umziehenden Gräben, an den Seiten der Zunge in den Papillae foliatae und an der Spitze der Zunge in den Pap. fungiformes, nicht in den filiformes. Vereinzelte Schmeckbecher finden sich ferner auch in der Schleimhaut der Mund- und Rachenhöhle, dem Nasenrachenraum (Disse, Götting. Nachr. 1894, 66), dem Kehldeckel, den aryepiglottischen Falten. Daß in der Tat die Schmeckfähigkeit nicht allein der Mundhöhle zukommen kann, geht aus der Süßempfindung hervor, die Chloroform, oder der bitteren, die Äther auch dann erregen, wenn ihre Dämpfe bei geschlossener Mundhöhle durch die Nase eingezogen werden. Man vgl. auch Kiesow und Hahn, Z. f. Ps. **27**, 1901. 80.

Es ist aus mehreren Gründen unwahrscheinlich, daß alle Geschmacksknospen von einerlei Art sind, mit andern Worten, daß jede Knospe sämtliche Geschmacksqualitäten vermitteln könne:

1. Werden die einzelnen Qualitäten nicht an allen Teilen der schmeckenden Flächen gleich gut, bezw. gleich intensiv wahrgenommen, bitter jedenfalls am besten am Zungengrund, süß am besten an der Zungenspitze, sauer an den Rändern, salzig an der Spitze und den Rändern.

2. Reizt man einzelne Pap. fungiformes in möglichst lokalisierter Weise mit Geschmacksstoffen, so findet man selten eine Papille, welche für alle vier Qualitäten anspricht. In der Regel werden nur zwei oder drei wahrgenommen, doch fanden die beiden Forscher, welche sich mit dieser Frage beschäftigten, übereinstimmend einzelne Papillen, welche nur auf eine einzige Qualität abgestimmt waren. Oehrwall, Sk. A. **2**, 1891, 1; Kiesow, Philos. Stud. **14**, 1898, 591.

3. Es gibt gewisse Stoffe, welche auf die Schleimhaut aufgetragen einzelne Geschmacksqualitäten aufheben. So wird durch Kokaïn die Empfindung bitter, durch die Gymnemasäure, durch Bromammonium und andere Salze die Empfindung süß für einige Zeit ausgeschaltet. Man vgl. Rollet, A. g. P. **74**, 1899, 399 u. 409; Kunkel und Ehrsam, Diss. Würzburg 1899.

Die Reizung der Geschmacksorgane kann nur durch solche Stoffe geschehen, die im Wasser bezw. Speichel löslich sind. In welcher Weise die Erregung der Endorgane geschieht, ist völlig dunkel. Es handelt sich bei den meisten schmeckenden Lösungen um Stoffe, welche nur äußerst schwer oder gar nicht in Zellen eindringen, wie die Alkalisalze, den Rohrzucker und andere mehr. Man muß also annehmen, daß die in den Schmeckbechern vorhandenen Zellen ein besonders beschaffenes Protoplasma besitzen, oder daß die Stoffe gar nicht in die Zellen einzudringen brauchen und schon die Berührung mit den Härchen des Neuroepithels genügt, um die Erregung auszulösen.

Die Geruchsempfindungen

sind in ihrer Gesamtheit dadurch leicht von den bisher besprochenen Empfindungen abzugrenzen, daß sie nach Verschluß der Nase so gut wie völlig in Wegfall kommen. Eigentümlich ist ihnen ferner, daß der auslösende Reiz ein in die Ferne wirkender ist. Die Wirkung nimmt indessen mit der Entfernung rasch ab. Häufig sind sie begleitet von Temperatur- oder Schmerzempfindungen von seiten der Nasenschleimhaut, oder auch von Geschmacksempfindungen, wie die oben beschriebenen Versuche mit Äther und Chloroform zeigen. In der Regel gelingt es aber unschwer, durch Verdünnung oder Entfernung des riechenden Körpers die begleitenden Empfindungen stark zurücktreten oder ganz verschwinden zu lassen. Versucht man aber weiter einzudringen und die eventuell in ihnen enthaltenen einfacheren psychologischen Bestandteile zu isolieren, so stößt man auf bisher nicht überwundene Schwierigkeiten. Eine der Ursachen des Mißlingens ist die versteckte Lage des Geruchsorgans, welche im Verein mit seiner geringen Ausdehnung, seiner sehr großen Empfindlichkeit und leichten Verletzbarkeit die Anwendung lokaler Reizmittel verbietet.

Auch die begrifflichen Bezeichnungen der Gerüche geben keine Auskunft, weil sie nicht generalisierend, sondern individualisierend sind, d. h. die Gerüche nach den anderweitig charakterisierten riechenden Gegenständen benennen.

Es gibt also keinen anderen Weg, als die riechenden Substanzen nach nicht geruchlichen Eigenschaften zu ordnen und zu sehen, ob eine Verwandtschaft oder Ähnlichkeit in der betrachteten Richtung zusammen-

fällt mit gleichem oder ähnlichem Geruch. Zu einer solchen Untersuchung eignen sich nun ganz besonders die organischen Verbindungen. Denn während die Zahl der in ihnen vertretenen Elemente klein ist, ist die ihrer Kombinationen so groß, daß sich für jeden Stoff Homologien oder Analogien auffinden lassen, wodurch das Vergleichsmaterial sehr reichhaltig wird. Es kommt ferner in Betracht, daß man unter den organischen Verbindungen viel mehr riechende Substanzen antrifft, was mit der Tatsache zusammenhängt, daß sich unter ihnen viel mehr gasförmige oder leicht flüchtige Körper finden. Nur solche Stoffe sind aber im stande, das Geruchsorgan zu erregen.

Eine systematische Betrachtung der organischen Verbindungen ergibt nun zunächst in bezug auf die geruchliche Wirkung ganz im allgemeinen folgendes:

Die aliphatischen Kohlenwasserstoffe aus der Reihe C_nH_{2n+2} sind geruchlose oder schwach riechende Körper. Geruchlos sind die niedrigsten Glieder der Reihe, mit wachsendem Kohlenstoffgehalt gewinnen sie geruchliche Wirkung, die beim Hexan bis Octan gut ausgeprägt ist, sich aber bei den höheren Gliedern wieder mehr und mehr verliert, was mit dem rasch abnehmenden Dampfdruck zusammenhängen dürfte.

Die Kohlenwasserstoffe der Reihen C_nH_{2n} und C_nH_{2n-2} gehören ebenfalls zu den wenig riechenden Stoffen, doch ist bei gleicher Kohlenstoffzahl die geruchliche Wirkung um so stärker, je ungesättigter die Verbindung ist. In der Acetylenreihe ist bekanntlich bereits das niedrigste Glied, das Acetylen riechend.

Beim Ersatz eines Wasserstoffes durch ein Halogenatom erhält die Verbindung hohe geruchliche Wirkung, die wohl bedingt ist durch den Umstand, daß die Halogene schon für sich riechend sind. Ersatz mehrerer Wasserstoffe durch Halogenatome scheint die geruchliche Wirkung zu steigern; als Beispiele können Chloroform und Jodoform dienen.

Wird ein Wasserstoff durch die Hydroxylgruppe ersetzt, der Kohlenwasserstoff also in einen Alkohol verwandelt, so ist der Geruch etwas stärker als der des zugehörigen Kohlenwasserstoffs. Auch hier bewahrheitet sich die Regel, daß mit wachsender Molekülgröße die geruchliche Wirkung zunimmt, soweit nicht die Abnahme des Dampfdruckes ein Hindernis bildet.

Werden zwei oder mehrere Wasserstoffatome durch Hydroxyle ersetzt, so geht die Wirkung auf den Geruch so gut wie vollständig verloren, dagegen tritt Erregung des Geschmacks auf.

Die einbasischen fetten Säuren sind ebenfalls schon in den niedrigsten Gliedern riechend; der Geruch nimmt dann mit wachsendem Molekül zu, um weiterhin wieder abzunehmen. Physiologisch sehr bedeutungsvoll ist die für alle höheren Fettsäuren übereinstimmende Qualität des Geruchs, der als ranzig bezeichnet wird. Hierzu treten bei den niederen

Gliedern noch stechende Empfindungen, die auf Reizung des Trigeminus zu beziehen sind.

Die mehrwertigen einbasischen Säuren (Oxysäuren) sowie die zwei- und mehrbasischen Säuren sind geruchlos.

Stärkere Wirkung auf den Geruch als den Alkoholen kommt den Aldehyden und Ketonen zu. Diese sowie die Äther (Verbindungen zweier Alkoholradikale durch ein O-Atom), ferner die als Ester bezeichneten Verbindungen von Alkoholen und Säuren besitzen einen obst- oder fruchtartigen Geruch. Geruchlich verwandt sind ferner die Laktone, die als innere Ester betrachtet werden können.

In eigentümlicher Weise wird der Geruch organischer Verbindungen durch den Eintritt von S in das Molekül verändert. Alle Sulfide haben einen dem Schwefelwasserstoff ähnlichen, faulig-lauchartigen Geruch, zum Teil von ganz ungewöhnlicher Intensität. So gehören die Merkaptane zu den stärksten Geruchstoffen, die bekannt sind. Verbindungen mit Schwefelsäure haben den Charakter von Äthern, sowohl chemisch wie geruchlich (Bindung von C an S durch O), während die Sulfosäuren (Bindung von C direkt an S), keinen Geruch besitzen, wie dies auch für den reinen Schwefelkohlenstoff zutrifft.

Von den Stickstoffbasen der Alkoholradikale sind die Amine schwach ammoniakalisch riechend, die Ammoniumverbindungen geruchlos. Ein ähnlicher Gegensatz besteht zwischen den Phosphinen und Arsinen einerseits, den Phosphonium- und Arsoniumverbindungen anderseits. Auch unter den Metallverbindungen der Alkoholradikale finden sich viele riechende Körper.

Die hier für die Verbindungen der aliphatischen Reihe aufgestellten Regeln wiederholen sich nun innerhalb des Rahmens der aromatischen Verbindungen mit dem Zusatze, daß eben schon die Ausgangsmaterialien, das Benzol, Naphthalin, Phenanthren etc. mehr oder weniger stark riechende Substanzen sind. Es zeigt sich hierbei, daß sich zu der eigentümlichen Geruchsqualität des Ausgangsmaterials hinzuaddiert die geruchliche Wirkung, welche der speziellen Konstitution des abgeleiteten Körpers zukommt. Es zeichnen sich daher die den genannten Verbindungen der aliphatischen Reihe entsprechenden Glieder der aromatischen durch intensivere Geruchswirkung aus, soweit nicht die im allgemeinen höheren Siedepunkte der Entfaltung dieser Wirkung entgegenstehen.

Zweifellos bestehen also Beziehungen zur chemischen Konstitution nicht nur in bezug auf die Riechbarkeit überhaupt, oder die Intensität des Geruches, sondern auch in bezug auf die Qualität des Geruches. In dieser Richtung ist besonders wichtig der übereinstimmend ranzige Geruch der Fettsäuren, und ähnliches gilt für die alkoholischen, ätherischen, brenzlichen, fäkalen, kampferartigen Gerüche. Ob innerhalb einer solchen Gruppe völlige Geruchsgleichheit stattfindet, so wie z. B. im Bereich des

Geschmacks Säuren gleicher Stärke gleich schmecken, ist nicht bekannt. Hier hätte eben eine Untersuchung einzusetzen, welche sich die Feststellung der innerhalb der Geruchsempfindungen enthaltenen elementaren Komponenten zur Aufgabe stellt.

Diesem Versuche stehen aber sehr bedeutende Schwierigkeiten entgegen. Sie bestehen in der voraussichtlich nicht geringen Zahl von elementaren Gerüchen, in ihrer innigen Kombination zu anscheinend selbständigen Bewußtseinsgebilden, ferner in der verwickelten Struktur der Geruchsstoffe, von welchen nur eine kleine Zahl genauer bekannt ist, und in der außerordentlich niedrigen Schwelle. Dies geht namentlich aus den Versuchen von E. Fischer und Pentzold hervor, nach welchen unter der Voraussetzung, daß nach Einatmung von einem halben Liter Luft der riechende Zusatz erkannt wird, etwa 2×10^{-7} mgr Chlorphenol ($\frac{1}{5\,000\,000}$) oder 2×10^{-9} mgr Merkaptan zur Wahrnehmung genügen (Erlangen, Sitzungsb. **18**, 1885—86, 7). So klein diese Massen sind, so sind sie doch von molekularen Dimensionen noch weit entfernt. Nach Nernst, Theoret. Chemie, Stuttgart 1900, S. 395, wiegt 1 Molekül eines Gases von dem Molekulargewicht M

$$8{,}2\ M \times 10^{-22}\ \text{mg},$$

demnach 1 Molekül $HSCH_3$

$$3{,}9 \times 10^{-20}\ \text{mg}.$$

Es gehen somit auf die oben erwähnten Massen noch immer einige Billionen bezw. $^1/_5$ Billion Moleküle. Infolge der niederen Schwelle dürfte sich in vielen Fällen schwer Gewißheit verschaffen lassen, ob der Geruch eines Stoffes wirklich von ihm selbst oder von einer chemisch kaum nachweisbaren Verunreinigung herrührt.

Das periphere Organ des Geruchssinnes ist ein sehr beschränkter Teil der Nasenschleimhaut, dicht an der Lamina cribrosa des Siebbeins gelegen. Die Nerven dieser Stelle gehören zum Olfactorius und es ist durch klinische Beobachtungen sichergestellt, daß Zerstörung oder Schädigung dieser Nerven auch zur Aufhebung oder zur Schwächung des Geruches führt. An der bezeichneten Stelle ist das Flimmerepithel der Nasenschleimhaut durch ein Zylinderepithel besonderer Art und Höhe ersetzt. Die Dicke des Epithels beträgt 0,1 statt 0,05 mm; es wird zusammengesetzt aus zwei Zellenarten, von welchen die eine den Charakter von gewöhnlichen Zylinderzellen besitzt, während die andere sich durch ihre eigentümliche Form, ihre Färbbarkeit nach Golgi und Ehrlich und ihren zentralwärts vordringenden Nervenfortsatz als Neuroepithel erweist. In der Tat ist dies der einzige Ort des menschlichen Körpers, wo die Neuroblasten noch beim Erwachsenen zwischen den Zellen des Ektoderms zu finden sind (vgl. His, Leipz. Abh. **15**, 1889, 717), zwischen denen sie entstehen. Die Verbreitung dieser eigentümlichen Gebilde ist

sehr beschränkt und umfaßt auf der Nasenscheidenwand und zu beiden Seiten derselben eine Fläche von etwa 6 cm^2. Die den oberen Partien der Nasenschleimhaut eigentümliche gelbliche Färbung breitet sich dagegen über einen viel größeren Bezirk aus und deckt sich nicht mit dem Umfang der Riechschleimhaut.

Wie die Versuche von Paulsen und Zwaardemaker (Physiol. des Geruches, Leipzig 1895, 40 ff.) zeigen, wird die riechende Schleimhautstelle weder bei ruhiger Atmung noch beim Schnüffeln, d. h. bei der dem Riechen dienenden Atembewegung direkt vom Luftstrom getroffen. Derselbe und mit ihm die riechenden Substanzen werden nur in der Nähe vorbeigeführt und das Vordringen der erregenden Stoffe bis zum riechfähigen Epithel muß durch Diffusion besorgt werden. Für diese Annahme spricht die Beobachtung, daß bei vielen Säugetieren die Riechschleimhaut weit mehr geschützt oder versteckt liegt als beim Menschen und trotzdem das Geruchsvermögen nicht geringer, sondern größer ist als bei diesem. Die Richtung, in welcher die Luft durch die Nasenhöhle gezogen wird, ist dabei nicht von Belang, denn es zeigt sich, daß der Speisengeruch auf dem Wege durch die Choanen ebenso gut wahrgenommen werden kann, wie durch direktes Beriechen.

Bedingung für die Erregung des Geruchsorgans ist, daß der erregende Körper als Gas oder Dampf der Luft beigemengt ist und der Partialdruck des Dampfes einen gewissen Wert, den Schwellenwert, übersteigt. Ist die Konzentration des Dampfes in der Luft bekannt, so ist damit auch sein Partialdruck gegeben. Auf dieser Auswertung beruhen die oben erwähnten Schwellenbestimmungen von E. Fischer und Pentzold. Handelt es sich um den Geruch eines flüssigen oder festen Körpers, so ist der Partialdruck des Dampfes innerhalb der Nase abhängig von dem Dampfdruck der Substanz für die gegebene Temperatur, von der Größe der verdampfenden Oberfläche und von ihrer Entfernung von der Nase. Bei bewegter Luft kann die Ausbreitung des riechenden Dampfes eine sehr ungleiche werden.

Auf der Veränderung der Größe der verdampfenden Oberfläche beruht der Geruchmesser oder Olfaktometer von Zwaardemaker, Physiologie d. Geruchs, Leipzig 1895, S. 85 ff. Derselbe läßt die Einatmungsluft durch ein Rohr von veränderlicher Länge streichen, dessen Wand mit der riechenden Substanz getränkt ist. Durch Aufsuchen der Rohrlänge, bei der die Wahrnehmung auftritt, läßt sich eine Messung von Geruchsschwellen, der „Riechschärfe", in willkürlichen Einheiten rasch bewerkstelligen.

Da die Regio olfactoria zahlreiche Drüsen führt (Exner, Wiener Sitzungsber. 65, III, 1872, 7) so ist die Oberfläche der Schleimhaut mit deren (schleimigen oder serösen?) Sekret überzogen. Die erregenden Stoffe müssen sich in dieser Flüssigkeitsschicht lösen, bevor sie an die nervösen Apparate gelangen können. Für die unwägbar geringen Stoffmengen, die

zur Geruchserregung genügen, dürfte die erforderliche Wasserlöslichkeit wohl stets vorhanden sein. Es ist unter diesen Umständen sehr wahrscheinlich, daß die riechenden Substanzen auch dann erregen, wenn sie in wässeriger Lösung in die Nase eingeführt werden, Aronsohn, A. f. P. 1886, 321. Die für solche Versuche erforderliche vollständige Entfernung der Luft aus der Nasenhöhle ist indessen schwierig. Auch ist die außerordentliche Empfindlichkeit der Riechschleimhaut gegen differente Lösungen ein ernstliches Hindernis. Rollet, A. g. P. **74**, 1899, 411.

Die Bewegungs- und Lageempfindungen

umfassen eine Gruppe wichtiger aber schwer analysierbarer Empfindungen, die teils durch die Bewegungen des Körpers, teils durch seine jeweilige Haltung oder Konfiguration ausgelöst werden. Mit den oben beschriebenen Druck- oder Tastempfindungen (im engeren Sinne), mit Temperatur- und Schmerzempfindungen vereinigen sie sich zu den Tastempfindungen im weiteren Sinne, d. h. zu jenen Eindrücken, die durch aktives Tasten, Tasten mit bewegten Tastflächen, gewonnen werden, während bei dem passiven Tasten die Reize auf die ruhenden Tastflächen einwirken.

Das aktive Tasten gibt weit genauere Auskunft über die Beschaffenheit der Außendinge als das passive. Dies zeigt sich unter anderem bei den Weberschen Versuchen über die Unterscheidung von Gewichten, auf welche schon oben Bezug genommen wurde. Beobachtet man das Verhalten einer Person, die ein in der Hand liegendes Gewicht abschätzt, so bemerkt man, daß sie dem Gewichte kleine Beschleunigungen erteilt. Es ist also offenbar der Druck des Gewichtes auf die Tastflächen und das die Muskeln spannende Drehungsmoment der Schwere in bezug auf die Gelenkachsen ein weniger sicheres Kennzeichen für die Größe der wirkenden Masse, als die lebendige Kraft, die ihr durch den Arm erteilt und alsbald wieder vernichtet wird. Bei letzterem Verfahren werden die bewegten Skeletteile, ihre Gelenke, Bänder, Sehnen und Muskeln, sowie die Haut unter wesentlich größere Druck- und Zugspannungen gesetzt und diese sind es eben, welche wahrgenommen werden und zu einem Bilde des Gewichts verschmelzen.

Daß es sich hierbei nicht nur um Nachrichten aus der Haut, sondern auch aus tieferen Teilen handelt, geht hauptsächlich aus klinischen Erfahrungen hervor. Im Gefolge von nervösen Erkrankungen kann die Empfindlichkeit der Haut für Berührungen verloren gehen, sog. tiefer d. h. starker Druck dagegen noch empfunden werden. In solchen Fällen werden Bewegungsstörungen in der Regel vermißt. Andererseits kann aber die Berührungsempfindung erhalten sein, während starker Druck nicht als

solcher imponiert, d. h. nicht wesentlich verschieden von einer Berührung empfunden wird. In diesen Fällen findet man in der Regel auch Bewegungsstörungen.

Daß es Empfindungen des Drucks oder der Spannung gibt, die nicht durch die Haut vermittelt werden, läßt sich zeigen, indem man einen Arm in Quecksilber taucht. Hier fehlen, wie bereits oben erwähnt wurde, die Druckempfindungen von seiten der Haut, während der starke zu überwindende Auftrieb in Form von Druck oder Spannung namentlich im Schultergelenk sehr deutlich empfunden wird.

Bei Tieren läßt sich das Vorhandensein der genannten zentripetalen Impulse nur aus den Bewegungsstörungen erschließen, zu denen ihr Verlust führt. Durchschneidet man einem Tiere die hinteren Wurzeln einer Extremität, so stellt sich eine als Ataxie bezeichnete fehlerhafte Innervation der Muskeln ein, die nicht auftritt, wenn nur die aus der Haut kommenden zentripetalen Bahnen unterbrochen sind, Cl. Bernard, Leçons sur la physiol. du système nerv., Paris 1858, 254. Diese experimentell hervorgerufenen Bewegungsstörungen haben die größte Ähnlichkeit mit den bei gewissen Rückenmarkskrankheiten, besonders bei Tabes dorsalis auftretenden, E. H. Hering, A. e. P. **38**, 1896, 266.

In dem ataktischen Stadium der Tabes sind die aus der Haut kommenden zentripetalen Bahnen wenig oder gar nicht beeinträchtigt, die des Bewegungsapparates dagegen sehr stark. Im Bewußtsein des Kranken macht sich der Ausfall weniger bemerklich, als man nach den auffallenden Bewegungsstörungen erwarten sollte. Dies weist darauf hin, daß es sich bei den fraglichen Störungen nicht so sehr um eine abnorme willkürliche Innervation als vielmehr um die Schwächung oder den Ausfall von Reflexen handelt, die unter normalen Verhältnissen jede in Ausführung begriffene Bewegung mäßigen und modifizieren. Sherrington, Textbook, Edinburgh and London II, 1900, 1018.

Wird der zentrale Stumpf eines durchschnittenen Muskelnerven gereizt, so tritt neben Erregung der gleichwirkenden Muskeln, der Synergisten, Hemmung der Antagonisten ein, Sherrington, Proc. R. Soc. **52**, 1893 und **59**, 1896. Ebenso wirkt mechanische Erregung des Muskels oder seiner Sehne; vgl. oben die Erörterungen über das Kniephänomen. Daraus folgt aber, daß die plötzliche Dehnung, die der Antagonist einer in Ausführung begriffenen Bewegung erfährt, zu seiner Erregung und damit zu einer Dämpfung der Bewegung führen muß, die in Wegfall kommt, sobald der zentripetale Apparat der Muskeln Schaden leidet (E. H. Hering, A. g. P. **68**, 1897, 1). Neben diesen die spezielle Bewegung dämpfenden und regulierenden Reflexen laufen aber auch allgemeine Reflexe ab, namentlich vasomotorischer Natur (Tengwall, Sk. A. **6**, 1895, 225).

Die Muskeln sowie ihre Sehnen und Fascien sind reich an zentripetalen Nerven mit eigentümlichen Endorganen. Nach Sherrington sind ein

Viertel bis die Hälfte der zu den Gliedermuskeln gehenden Nervenfasern zentripetal leitend (J. of P. **17**, 1894, 211). Die Endorgane sind folgende: In den Muskeln die sogenannten Muskelspindeln, in den Sehnen die namentlich von Golgi studierten Sehnenspindeln, in den Scheiden und Faszien echte und modifizierte Vater-Pacinische Körperchen, Sherrington, Textb. 1006 ff.

Die durch diese Nerven vermittelten Empfindungen setzen sich zusammen zu einem Gesamtbilde der in dem Bewegungsapparate vorhandenen Druck- und Zugspannungen. Ihnen verdankt der Mensch eine auch bei Ausschluß anderer Wahrnehmungen recht genaue Vorstellung von der Lage der Glieder sowie von den passiven und aktiven Bewegungen derselben. Über den Grad der Genauigkeit, der hierbei erreicht wird, geben die Versuche von Goldscheider, Gesammelte Abhandlungen, Leipzig 1898, II. Bd. und J. Loeb, A. g. P. **41**, 1887, 107, **46**, 1889, 1, Auskunft.

Die Einordnung des Körpers in den Raum. Mit der Kenntnis der Konfiguration des Körpers und der relativen Geschwindigkeit seiner Teile ist noch nichts ausgesagt über seine Lage und Geschwindigkeit im irdischen Raume. Die Erfahrung lehrt, daß Täuschungen über die Himmelsrichtung sehr leicht eintreten, niemals dagegen eine Verwechslung von oben und unten. Es muß sich also die Richtung der Schwerkraft irgendwie bemerklich machen, und es liegt nahe anzunehmen, daß dies durch Vermittlung des Tastsinns geschieht. Der Druck, den die Unterstützungsfläche beim Stehen, Sitzen oder Liegen durch die Schwere des Körpers erfährt, führt zu einer Deformation der Haut und zu Tastempfindungen, die zweifellos in der angegebenen Richtung verwertet werden. Daß indessen diese Empfindungen für die Wahrnehmung der Vertikalen nicht allein in Betracht kommen können, folgt aus der Erfahrung, daß unter Wasser die fraglichen Tastempfindungen fortfallen, nicht aber das erwähnte Orientierungsvermögen; es führen ferner Störungen im Gebiete des Tastsinns nicht zur Desorientierung.

Es muß demnach eine Einrichtung vorhanden sein, durch welche die Richtung der Schwerebeschleunigung auch bei Ausschluß des Gesichts- und Tastsinnes wahrgenommen werden kann. Existiert aber ein solches Organ, so ist zu erwarten, daß es unter der Wirkung von anderen beschleunigenden Kräften ebenso wie durch die Schwere in Tätigkeit gerät.

Diese Fragestellung ist zuerst von E. Mach klar ausgesprochen und durch trefflich ersonnene Versuche geprüft worden, Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen, Leipzig 1875. Unterwirft man sich auf der Drehscheibe, möglichst entfernt von deren Achse, der passiven Rotation, so wird zunächst der Beginn der Drehung und der Drehungssinn richtig erkannt. Ist aber dafür gesorgt, daß die Drehgeschwindigkeit

weiterhin konstant bleibt, so hört, bei geschlossenen Augen, die Empfindung der Drehung vollkommen auf. Dagegen ist in diesem Stadium des Versuchs andauernd eine Täuschung über die Richtung der Vertikalen vorhanden. Der Beobachter hält alle vertikalen Linien für geneigt, dagegen Linien von gewisser objektiver Neigung für vertikal. Die Neigung dieser scheinbar Vertikalen ist derart, daß sie sich mit ihrem oberen Ende der Drehungsachse nähern und zwar um so stärker, je schneller die Drehung stattfindet. Die für vertikal gehaltene Richtung stellt die Resultante der beiden einwirkenden beschleunigenden Kräfte dar, womit ihre direkte Wahrnehmung bewiesen ist.

Das fragliche Organ vermittelt indessen nicht nur die Vorstellung über die Richtung der Vertikalen, sondern auch charakteristische Reflexe. Jede Änderung der Körperstellung relativ zur Vertikalen ist zwangsmäßig gefolgt von einer durch die ganze Zeit der Stellungsänderung anhaltenden eigentümlichen Augenstellung. Wird z. B. der Kopf gegen eine Schulter geneigt, so drehen sich die Augen in entgegengesetzter Richtung um einen Winkel, der, je nach dem Grade der Kopfneigung, $^1/_5$—$^1/_{11}$ der letzteren Größe ist. Diese willkürlich nicht herbeiführbaren Raddrehungen des Auges werden als kompensatorische bezeichnet. Sie sind unabhängig von der Lagerung des Rumpfes und der Extremitäten und zeigen, daß ein für die Schwerkraft empfindliches Organ sich im Kopfe befinden muß. Viel ausgiebiger sind die kompensatorischen Raddrehungen bei Tieren (W. A. Nagel, Z. f. Ps. **12**, 1896, 331). Kompensatorische Raddrehungen der Augen treten auch bei dem vorerwähnten Versuch auf der Drehscheibe ein. Das unter dem Einfluß der Schwere reflektorisch wirksame Organ ist somit auch für die Zentrifugalkraft empfindlich, Breuer und Kreidl, A. g. P. **70**, 1898, 494.

Es läßt sich zeigen, daß neben dem auf geradlinige Beschleunigungen reagierenden Organ noch ein weiteres im Kopfe vorhanden sein muß, das für Dreh- oder Winkelbeschleunigungen empfindlich ist. Es wurde bereits erwähnt, daß eine auf der Drehscheibe ausgeführte Rotation nur so lange erkannt wird, als die Drehgeschwindigkeit anwächst. Die Empfindung hört auf, sobald die Umdrehungsgeschwindigkeit konstant geworden ist. Nimmt die Geschwindigkeit ab, so entsteht die Empfindung einer Drehung im umgekehrten Sinne. Letztere Empfindung ist um so heftiger, je rascher die Drehung angehalten wird. Der Versuch zeigt, daß nicht die Drehung als solche, d. h. nicht die jeweilige Winkelgeschwindigkeit, sondern nur ihre Änderungen, mit anderen Worten die Winkelbeschleunigungen wahrgenommen werden als Drehungen, deren Richtung und Intensität durch das Vorzeichen und die absolute Größe der Beschleunigung bestimmt wird.

Wird eine durch längere Zeit fortgesetzte rasche Umdrehung plötzlich

unterbrochen, so tritt das Gefühl der Gegendrehung mit großer Heftigkeit und durch viele Sekunden anhaltend auf, begleitet von Eingenommenheit des Kopfes, Schwindel und Ekelgefühl. Die Achse der Scheindrehung kann durch Wendungen des Kopfes verlagert werden, woraus folgt, daß die Täuschung durch ein im Kopfe gelegenes Organ vermittelt wird, Mach, a. a. O. 27.

Drehungen des Körpers um seine vertikale Achse sind, sofern sie empfunden werden, von eigentümlichen Augenbewegungen begleitet, die als nystagmatische bezeichnet werden. Die Augen bleiben zunächst gegen den Kopf zurück, um schließlich mit einem Ruck im Sinne der Drehrichtung vorwärts bewegt zu werden, worauf sich der Vorgang stets von neuem wiederholt. Der Nystagmus tritt bei geschlossenen wie offenen Augen ein, er verschwindet, sobald das Gefühl der Drehung aufhört, um beim Anhalten neuerdings, aber in entgegengesetzter Richtung einzusetzen; er steht demnach in enger Beziehung zur Drehempfindung.

Einen Hinweis auf den Ort im Kopfe, der für die Beschleunigungen empfindlich ist, geben gewisse Erfahrungen an Taubstummen. Kreidl hat gezeigt, A. g. P. **51**, 1891, 119, daß ein erheblicher Prozentsatz derselben bei passiver Drehung weder die nystagmatischen Augenbewegungen aufweist, noch der Täuschung über die Richtung der Vertikalen unterliegt. Bei Tieren führt die operative Entfernung des Labyrinths z. T. zu sehr starken Ausfallserscheinungen, die kurz nach der Operation am deutlichsten sind, aber auch bei langer Beobachtung nicht völlig zurückgehen. Vögel sind durch die Operation stärker gestört als Säugetiere. Labyrinthlosen Tieren eigentümlich ist die Schwäche und Volumabnahme vieler Muskeln, namentlich der zur Haltung des Kopfes und Körpers dienenden. Reizung der Bogengänge führt zu charakteristischen Kopfdrehungen, J. R. Ewald, Nervus octavus, Wiesbaden 1892.

Das häutige Labyrinth ist ein Kanalsystem mit bindegewebiger Wand, einer Auskleidung von einschichtigem Pflasterepithel und einem aus Lymphe (Endolymphe) bestehenden flüssigen Inhalt. Es erfüllt den im Felsenbein ausgesparten Raum, das knöcherne Labyrinth, nur zum Teil. Der freibleibende, von Bindegewebszügen und Gefäßen durchzogene Raum ist mit der Außenlymphe oder Perilymphe erfüllt. Das häutige Labyrinth zerfällt in zwei Hälften, die nur durch den engen Ductus utriculo-sacularis miteinander in Verbindung stehen. Die vordere Hälfte besteht aus dem häutigen Schneckenkanal und dem Sacculus, die hintere Hälfte aus dem Utriculus mit den drei Bogengängen. Die Schnecke erhält Nervenfasern aus der feinfaserigen Hälfte des sogen. N. acusticus, welche als N. cochleae bezeichnet wird. Die übrigen Abschnitte erhalten ihre Nerven aus dem dickfaserigen N. vestibuli. Dieselben versorgen aber nicht die ganze Fläche dieser Abschnitte des häutigen Labyrinths, sondern

nur gewisse, relativ kleinflächige Teile desselben, welche durch ein Epithel von besonderer Form und Größe ausgezeichnet sind. Diese Stellen sind die Otolithenflecke des Sacculus und Utriculus und die Cristae oder Leisten, welche sich in den Ampullen der Bogengänge gegen das Lumen des Kanals erheben. Das Epithel an letzterem Orte ist ein hohes zylindrisches; die Zellen tragen Haare, welche in die Endolymphe hineinragen und anscheinend ziemlich steif sind. Auch die zylindrischen Zellen an den sog. Maculae acusticae besitzen Haare. Dieselben sind aber zu einer Platte verklebt, auf welcher in eine eigentümliche gelatinöse Masse eingebettet Kriställchen aus kohlensaurem Kalk, die sog. Otolithen oder Gehörsteinchen liegen.

Man nimmt an, daß je nach der Haltung des Kopfes die Spannung dieser durch die Otolithen beschwerten Membran sich ändert, daß hierdurch die Epithelzellen und weiterhin die Nerven erregt werden, welche die Epithelien dicht umspinnen. Auf diese Weise wäre ein Einfluß der Schwerkraft, wie überhaupt jeder beschleunigenden Kraft, auf das Nervensystem verständlich.

Die Bogengänge wirken dagegen nach einer schon von Mach begründeten Annahme in der Weise, daß bei jeder Kopfdrehung der flüssige Inhalt eines oder mehrerer Bogengänge einen Bewegungsantrieb erhält, wodurch die Epithelhaare gespannt werden, was dann wieder zur Auslösung einer Nervenerregung führt. Ein derartig wirkendes Organ würde auch insofern den gestellten Erwartungen genügen, als es nur im Beginne einer Drehung zu einer relativen Beschleunigung des flüssigen Inhalts gegen die Kanalwand kommt, zu einem Aufhören dieses Bewegungsantriebes bei länger dauernder Drehung und zu einem Bewegungsantrieb in entgegengesetzter Richtung, sobald die Drehung unterbrochen wird. Damit wären die beiden entgegengesetzten Empfindungen zu Beginn und zu Ende der Drehung, sowie die Empfindungslosigkeit während derselben in Übereinstimmung.

Es ist eine auffallende Tatsache, daß je zwei Bogengänge in der Weise zusammengehören, daß sie nahezu in einer Ebene bezw. in zwei zu einander parallelen Ebenen liegen. Die beiden Bogen eines Paares unterscheiden sich aber insofern, als der Weg aus dem Bogen in die Ampulle in entgegengesetzter Richtung verläuft. Nimmt man an, daß eine Erregung des Apparates nur dann stattfindet, wenn die Drehung im angedeuteten Sinne geschieht, so würde ein zusammengehöriges Paar von Bogengängen orientieren über Drehungen um ein und dieselbe Achse, aber jeder der beiden Bogen nur über eine der beiden möglichen Drehungsrichtungen. Diese Annahme hat nach den gegenwärtigen Kenntnissen von den spezifischen Leistungen einzelner Teile eines Sinnesapparates eine große Wahrscheinlichkeit für sich. Für sie sprechen auch gewisse von Ewald mitgeteilte Beobachtungen an Tauben, deren Bogengänge mechanisch gereizt wurden, a. a. O. 264.

Von den beiden eben beschriebenen Sinneseinrichtungen des Labyrinths besitzen die Otolithen zweifellos eine sehr alte phylogenetische Geschichte. Sie finden sich anscheinend ausnahmslos bei den Wirbeltieren, aber auch bei vielen Wirbellosen. Die Bedeutung der Otolithenorgane für die Lokomotion der Tiere erhellt aus den Versuchen von Breuer, A. g. P. **48**, 1890, 195; Loeb, ebenda **49**, 1891, 175; Verworn, ebenda **50**, 1891, 423; Kreidl, Wiener Sitzungsber. 10. Nov. 1892 und 5. Januar 1893 u. v. A. Die niederen Wirbeltiere zeichnen sich aus durch den Besitz von drei Otolithenorganen auf jeder Seite, während der Mensch und die Säugetiere deren nur zwei haben. Der Verlust des dritten Otolithenpaares ist in der Weise zu verstehen, daß sich aus ihm die Schnecken gebildet haben, eine Umwandlung, welche bei den Vögeln deutlich zu verfolgen ist.

Die Tatsache, daß beiderseits drei Bogengänge vorhanden und daß sie in drei ungefähr aufeinander senkrecht stehenden Ebenen orientiert sind, kann nur so gedeutet werden, daß diese Anordnung es ermöglicht, zugleich aber auch genügt, um jede, in was immer für einer Ebene stattfindende Drehung wahrzunehmen, da eben unter allen Umständen eine Projektion auf einen oder mehrere Apparate stattfinden muß. Dagegen kann der Bau des Organs nicht die Grundlage für die dreidimensionale Mannigfaltigkeit der Raumvorstellungen bilden, weil nicht die Gestalt des Sinnesapparates, sondern die dasselbe erregenden Drehungen Gegenstand der Wahrnehmungen sind. Keine der unendlich vielen möglichen Drehungen ist aber an sich eine bevorzugte. Eine solche Auswahl kann erst stattfinden, wenn die Drehung in Beziehung gesetzt wird zu bestimmten aus anderen Gründen ausgezeichneten Ebenen oder Richtungen, wie die Symmetrieebene des Körpers, die Richtung der Schwerkraft u. dgl. mehr.

Vierzehnter Teil.

Die Leistungen der Sinne. II. Hälfte.

Die Schall- oder Gehörsempfindungen

haben die Eigentümlichkeit, daß sie durch Verschluß des äußeren Gehörganges geschwächt, unter Umständen sogar aufgehoben werden können. Dies unterscheidet sie neben ihrer besonderen Qualität von den Empfindungen anderer Sinne. Man trennt die Gehörsempfindungen in Tonempfindungen und Geräuschempfindungen. Alle Gehörsempfindungen, die sich durch einen glatten, stetigen Verlauf auszeichnen, nennt man Töne, während die Geräusche, wenn sie nicht so kurz dauern, daß man nur von einem Schlag oder Stoß sprechen kann, durch ihre Rauhigkeit, Unstetigkeit oder Unruhe auffallen. Es ist durch diese Gegenüberstellung nicht ausgeschlossen, daß die beiden Arten von Empfindungen ohne scharfe Grenze ineinander übergehen. Vielfach sind Töne mit Geräuschen verbunden; man bezeichnet solche Töne als rauh, heiser, pfeifend, kratzend etc.

Untersucht man die Beschaffenheit der Reize, die zu einer Tonempfindung führen, so findet man, daß der tönende Körper der tastenden Hand eine schwirrende Empfindung mitteilt. Dem Auge erscheinen die Konturen des tönenden Körpers unscharf. Verzeichnet man die Bewegung auf einer mit gleichmäßiger Geschwindigkeit bewegten Schreibfläche, so erhält man, je nach der Natur des tönenden Körpers, sehr verschiedene Kurven. Doch stimmen alle darin überein, daß sie aus regelmäßig wiederkehrenden kongruenten Stücken bestehen, die als Schwingungen bezeichnet werden. Die Dauer eines solchen Abschnittes heißt Schwingungsperiode. Je mehr solcher Perioden in der Zeiteinheit stattfinden, desto größer ist die Schwingungszahl und desto höher der Ton. Je größere Exkursionen oder Ausweichungen aus der Gleichgewichtslage der Körper dabei ausführt, desto größer ist die Geschwindigkeit, mit der er durch die

Gleichgewichtslage hindurchgeht und desto stärker der Ton. Physikalisch versteht man unter der Intensität des Tones die lebendige Kraft, die der schwingende Körper bei seinem Durchgange durch die Gleichgewichtslage besitzt, ein Wert, der dem Quadrat der Geschwindigkeit bezw. dem Quadrat der Amplitude proportional ist.

Die Erfahrung, daß ein tönender Körper für die Tastnerven und für das Auge schwingt, und daß durch beliebige, in regelmäßiger Wiederkehr stattfindende Bewegungen der Gehörseindruck eines Tones entstehen kann, führt zu der Aussage, daß der Ton in einer Schwingung besteht, und daß das Ohr ein Organ ist, das Schwingungen in Gestalt anhaltender und stetiger Töne zum Bewußtsein bringt.

Die Möglichkeit, periodische Bewegungen als Töne zu hören, ist indessen eine begrenzte. Sie ist an die Bedingung geknüpft, daß die Periode weder zu lang noch zu kurz ist, d. h. die Schwingungszahl sich etwa zwischen den Werten 30 und 30000 bewege. Schwingungen, die jenseits dieser Grenzen liegen, können nur ausnahmsweise, bei sehr großer objektiver Intensität, hörbar werden.

Ein schwingender Körper wird abwechselnd die Luft vor sich hertreiben und dabei eine Drucksteigerung erzeugen, dann aber wieder zurückschwingen und hinter sich eine Druckverminderung zurücklassen. Die Verdichtungen und Verdünnungen der Luft pflanzen sich dann, sofern nicht Hindernisse vorliegen, nach allen Seiten aus; sie bilden beständig sich vergrößernde Kugelschalen, die mit einer Geschwindigkeit von rund 330 m/sec vorwärts schreiten. Es führen dabei alle Luftteilchen dieselbe Bewegung, aber zu verschiedener Zeit aus, worin das Merkmal einer Wellenbewegung besteht. Die Schallwellen sind longitudinale Wellen d. h. solche, bei welchen die Teilchen in derselben Richtung schwingen, in der die Fortpflanzung der Bewegung stattfindet. Den augenblicklichen Bewegungszustand eines schwingenden Teilchens nennt man seine Phase.

Da ein tönender Körper regelmäßig schwingt, so folgen die Luftverdichtungen und Verdünnungen in gleichen Abständen hintereinander. Macht der Körper 330 Schwingungen pro Sekunde (eingestrichenes e = e′), so hat die erste der 330 Schwingungen nach einer Sekunde eine Kugelwelle von 330 m Radius erzeugt, die 331 ste ist eben im Entstehen begriffen und der Raum zwischen der letzteren und der ersten Welle wird von 330 Kugelschalen verdichteter Luft erfüllt sein, die je ein 1 m voneinander entfernt sind. Die Wellenlänge beträgt somit für diese Schwingungszahl 1 m.

Sind statt eines tönenden Körpers zwei oder mehrere vorhanden, so empfangen die Luftteilchen mehrfache Anstöße und führen Schwingungen aus, welche die Resultierende der gleichzeitig stattfindenden Einwirkungen darstellen. Das Ohr ist merkwürdigerweise im stande, aus den

hierbei entstehenden, meist sehr verwickelten Luftschwingungen die zusammenklingenden Töne herauszuhören. Es besitzt somit analysierende Fähigkeiten. Es kann auch vorkommen, daß gleichstarke aber entgegengesetzt gerichtete Anstöße sich vernichten. Man spricht dann von Interferenz der Schwingungen.

Die einfachste Schwingungsform ist jene, bei welcher der schwingende Körper in die Gleichgewichtslage zurückgetrieben wird durch Kräfte, die seiner Ausweichung, d. h. seiner Entfernung von der Gleichgewichtslage proportional sind. Dies trifft bei elastischen Schwingungen und auch beim Pendel zu für den Fall, daß die Ausweichungen klein sind. Die Ausweichung ist dann eine Sinusfunktion der Zeit. Man bezeichnet eine solche Schwingung als Pendel- oder Sinusschwingung. Nur wenige tönende

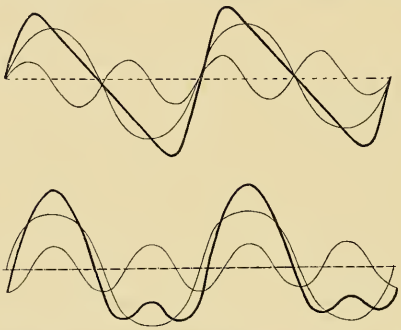


Fig. 52. Zusammensetzung zweier Sinusschwingungen (Grundton und Oktave mit dem Amplitudenverhältnis 2 : 1), oben ohne Phasenverschiebung, unten mit einer Verschiebung von $^1/_4$ Schwingung der Oktave. Die resultierende Schwingung ist stark ausgezogen.

Körper machen so einfache Schwingungen. In der Regel handelt es sich um verwickelte Bewegungsformen, die aber aufgefaßt werden können als Zusammensetzungen einer größeren oder geringeren Zahl von einfachen Schwingungen. Eine solche Zerlegung hat nicht nur eine mathematische oder theoretische Bedeutung, sondern auch eine physiologische, weil die Erfahrung lehrt, daß das Ohr in gleicher Weise verfährt und die genannten Schwingungsformen nicht als einfache, sondern als zusammengesetzte oder als einen Klang auffaßt. Man nennt die Bestandteile, in die der Klang für die Empfindung zerfällt, seine Teiltöne und unterscheidet unter ihnen den tiefsten als Grundton, die übrigen als Obertöne (Helmholtz, Die Lehre von den Tonempfindungen, Braunschweig 1877). Je nach der Zahl, Lage und Stärke der Obertöne erhält der Klang einen verschiedenen, als Klangfarbe bezeichneten Charakter.

Klänge verschiedener Farbe müssen, auch bei übereinstimmendem Grundton, eine verschiedene Schwingungsform besitzen. Verschiedenheit der

Schwingungsform ist ferner dann gegeben, wenn die Schwingungen der Teiltöne eines bestimmten Klanges eine zeitliche Verschiebung gegeneinander, eine sog. Phasenverschiebung, erleiden. So sind in Figur 52 (S. 344) zwei Schwingungsformen dargestellt, die aus denselben beiden Sinusschwingungen zusammengesetzt sind, sich aber dadurch unterscheiden, daß unten die schnellere Schwingung (die Oktave) um ein Viertel ihrer Wellenlänge nach rechts verschoben ist. Vielfache Prüfungen haben ergeben, daß eine solche Phasenverschiebung keinen Einfluß hat auf den Charakter des Klanges (Hermann, A. g. P. **56**, 1894, 467), woraus zu schließen ist, daß das Ohr die Schwingungsform nicht als solche wahrnimmt, sondern nur die bei der Analyse sich ergebenden Teilschwingungen. Bevor diese Fähigkeit näher erörtert werden kann, ist erst die Einwirkung der Schwingungen auf das Ohr zu betrachten.

Die Übertragung der Schwingungen auf das Ohr. Es gibt zwei Wege, die Schwingungen dem Ohre zuzuführen. Entweder die unmittelbare Übertragung auf die Schädelknochen und durch diese auf die Nervenenden, oder durch Vermittlung der Luft bezw. eines anderen Gases. Durch den luftleeren Raum findet, wie die Versuche unter der Luftpumpe lehren, keine Schallübertragung statt.

Man unterscheidet an dem Gehörorgan das äußere Ohr, bestehend aus Ohrmuschel und Gehörgang, das Mittelohr mit Trommelfell und Gehörknöchelchen und das als Labyrinth bekannte innere Ohr.

Der äußere Gehörgang und die Ohrmuschel wirken bei der Zuführung der Luftschwingungen zu den Organen des Mittelohrs nach Art eines Schallrohres mit Schalltrichter, eine Funktion, die namentlich bei den langen, trichterartig gestalteten und verstellbaren Ohren vieler Säugetiere zur Geltung kommt. Beim Menschen kann die Ohrmuschel nur noch als ein verkümmertes Organ betrachtet werden.

Daß das Trommelfell als eine gespannte Membran zur Aufnahme von Schwingungen geeignet ist, kann nach den Erfahrungen am Telephon und Phonographen nicht bezweifelt werden. Gerade diese Instrumente zeigen aber auch die Schwierigkeit der Aufgabe, welche darin besteht, Töne von beliebiger Höhe gleich gut aufzunehmen und zu übertragen. Glatt gespannte Membranen haben einen ausgesprochenen Eigenton und schwingen nur auf einen kleinen Bereich von Tonhöhen kräftig mit. Viel zweckmäßiger sind Membranen, die nach Art des Trommelfells trichter- oder kegelförmig eingezogen sind und durch Verbindung mit einem festen Körper eine starke Dämpfung erhalten. Hensen, Handbuch d. Physiol. **3**, II, Leipzig 1880, 46 und Z. f. B. **23**, 1886, 291; A. Fick, Beiträge zur Physiologie, Festschrift für C. Ludwig, Leipzig 1886, 23; Hermann, A. g. P. **47**, 1890, 347. Beim Trommelfell wird diese Dämpfung durch den mit ihm verwachsenen Hammer bewirkt, der durch

straffe Bänder an den Wänden der Paukenhöhle befestigt ist. Die leicht konvexe Wölbung gegen den äußeren Gehörgang, welche die Radien des Trommelfells zeigen, ist durch Spannung seiner Zirkulärfasern bedingt.

Eine zweite wichtige Leistung des Trommelfells besteht darin, daß es die relativ großen Verschiebungen, welche die Luftschwingungen ihm erteilen, in sehr kleine Bewegungen des Hammers und damit der anderen Gehörknöchel umsetzt. Betrachtet man eine Radiärfaser des Trommelfells für sich allein, und schreibt ihr Unausdehnbarkeit zu, so muß eine Änderung ihrer Krümmung zu einer Annäherung oder Entfernung ihrer Enden führen, die, wie Helmholtz näher ausgeführt hat, sehr viel kleiner ist, als die Bewegung ihrer Mitte (Wissenschaftl. Abhandlungen II, 566). Nach dem Prinzip des Krafthebels können dann erhebliche, am Hammerstiel wirkende Kräfte durch den Luftdruck überwunden werden.

Mit dem Hammer sind Amboß und Steigbügel so verbunden, daß sie ihm bei seiner Einwärtsbewegung folgen müssen. Dabei wird die Platte des Steigbügels in das ovale Fenster hineingedrängt, während gleichzeitig die Membran des runden Fensters durch das unzusammendrückbare Labyrinthwasser gegen die Paukenhöhle vorgetrieben wird. Hensen, a. a. O. 49.

Die Form des Trommelfells wird durch den in der Paukenhöhle herrschenden Druck in hohem Maße beeinflußt. Die Luft der Paukenhöhle steht nur dann mit der äußeren in Verbindung und kann ihren Druck mit dem Luftdruck ins Gleichgewicht setzen, wenn die Tuba auditiva oder Eustachii offen ist. Beständig offen ist der hintere knöcherne Teil des Kanals. Im vorderen knorpeligen bezw. knorpelig-membranösen Teil ist der Kanal in der Regel geschlossen, indem die Wände, unter Bildung eines annähernd vertikal gestellten Spaltes sich berühren. Der Verschluß kann durch Drucksteigerung im Nasenrachenraum, noch leichter durch Druckverminderung, überwunden werden; ferner bewirken gewisse Bewegungen der Schlundmuskulatur, wie sie beim Schlucken und Gähnen vorkommen (Tensor und Levator palati mollis) eine vorübergehende Öffnung. Drucksteigerung in der Paukenhöhle drängt das Trommelfell samt Hammer nach außen. Dabei lösen sich die sperrzahnartig ineinandergreifenden Ränder des Hammeramboßgelenks voneinander, so daß eine Auswärtsbewegung des Amboßes samt Steigbügel nicht stattfindet. Helmholtz a. a. O. 545.

Die Spannung des Trommelfells wird endlich noch durch den als Tensor tympani beschriebenen Muskel bestimmt, dessen Sehne sich am Hammergriff ansetzt. Die Sehne des M. stapedius tritt von hinten an den Kopf des Steigbügels heran. Die Funktion dieses Muskels ist noch strittig.

Durch die Gehörknöchel werden die Schallschwingungen dem ovalen Fenster und weiter durch das Labyrinthwasser dem runden Fenster mit-

geteilt. Die Ausbreitung des Schalles geschieht mit einer Geschwindigkeit, die in Wasser zu 1435 m/sec gemessen ist und im Knochen zu etwa 2000 m/sec angenommen werden kann. Es beträgt somit die Wellenlänge eines Tones von 2000 Schwingungen im Knochen 1 Meter, eine

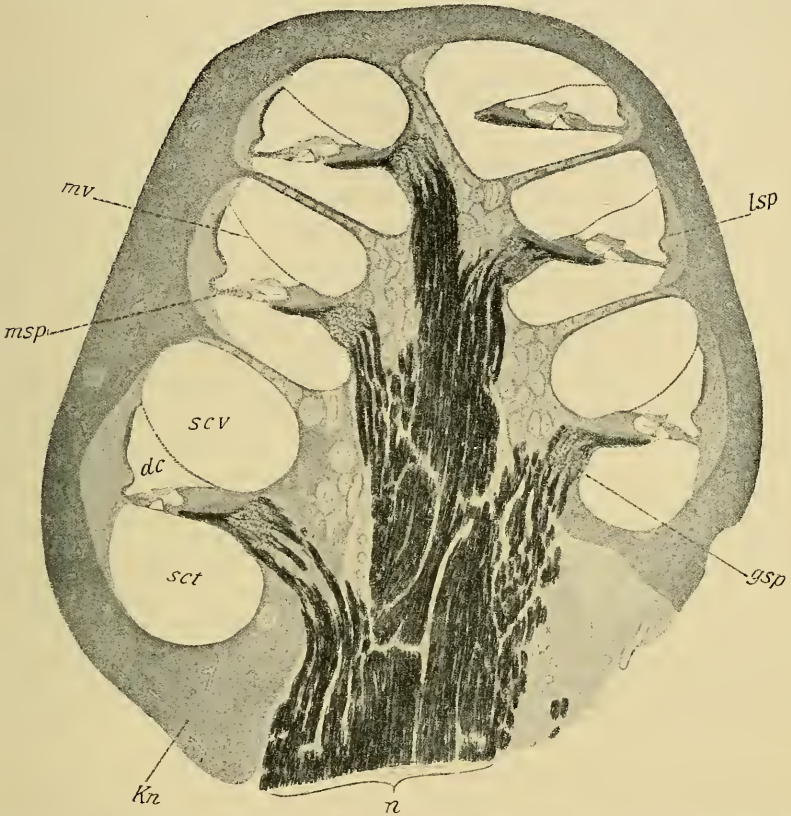


Fig. 53. Längsschnitt der Gehörschnecke einer Katze in 25facher Vergrößerung nach Sobotta, Atlas der Histologie, München 1902. dc Ductus cochlearis, gsp Ganglion spirale, Kn knöcherne Schneckenwand, lsp Ligamentum spirale, msp Membrana spiralis, mv Membrana vestibularis, n Nervus cochlearis, sct Scala tympani, scv Scala vestibuli.

Länge, gegen welche die Dimensionen der schallleitenden Teile im Mittelohr und im Labyrinth vernachlässigt werden können. Es werden sich somit alle Teile dieser Gebilde jeweils in der gleichen Bewegungsphase befinden, so daß sie in bezug auf die Übertragung der Schallbewegung praktisch als eine starre, mit dem Trommelfell fest verbundene Masse betrachtet werden dürfen.

Man hat Grund zu der Annahme, daß die zu den Gehörsempfindungen führenden Nervenerregungen in der Schnecke des Labyrinths stattfinden, in deren häutigen Kanal der N. cochlearis mit sehr zahlreichen und feinen Fasern endigt. Hierfür spricht die hohe Entwicklung des Organs beim Menschen und den ihm nahestehenden Tieren, sowie die klinische Erfahrung, daß krankhafte Veränderungen in der Schnecke zum teilweisen oder vollständigen Verlust des Gehörs führen.

Die häutige Schnecke teilt den Raum des knöchernen Schneckenkanals in drei Abteilungen oder Treppen, deren mittlere sie selbst bildet, dc Fig. 53 (S. 347). Sie ist, wie die übrigen Teile des häutigen Labyrinths, mit denen sie durch den Ductus reuniens (Henseni) verbunden ist, mit Lymphe, sog. Endolymphe, erfüllt. Die beiden durch die häutige Schnecke getrennten, mit Perilymphe gefüllten Räume der knöchernen Schnecke werden als Vorhofstreppe scv und Paukentreppe sct unterschieden. An der Spitze der Schnecke kommunizieren die beiden perilymphatischen Räume miteinander, da die Schneckentreppe schon vorher blind endigt.

Die Schneckentreppe ist mit Epithel ausgekleidet, das auf der der Paukentreppe zugewendeten Seite des Kanals eine besondere Ausbildung besitzt und die Enden des N. cochlearis aufnimmt. Dieser Teil der häutigen Schnecke ist als Spiralorgan oder Cortisches Organ bekannt. Die dort vorhandenen Epithelien sind teils eigentümlich geformte Stützzellen, teils haartragende Neuroepithelien. Letztere werden von den Nervenenden umsponnen. Die in radialer Richtung gespannten Fasern der (gegen die Paukentreppe sehenden) Basilar- oder Spiralmembran msp, die ebenfalls in radialer Gliederung auf ihr stehenden Cortischen Bögen und ihr Anhangsgebilde, die gefensterte Membran, sind oft mit einer nach bestimmten Tonschritten abgestuften Klaviatur verglichen worden. Man nimmt an, daß die Schwingung dieser Gebilde durch Vermittlung des Neuroepithels zur Erregung der Nerven führt.

Die Resonatoren des inneren Ohres. Es ist schon oben darauf hingewiesen worden, daß das Ohr die einzelnen Töne eines Klanges unterscheidet und selbst die komplizierten Schwingungsformen der musikalischen Instrumente in die sie zusammensetzenden Pendelschwingungen, die Teiltöne, auflöst, wobei Phasenverschiebungen keine Rolle spielen. Ein solches Verhalten weist auf das Vorhandensein von Resonatoren hin, d. h. von Einrichtungen, die auf bestimmte Tonhöhen abgestimmt sind. Denkt man sich jeden Resonator mit einer Nervenfaser verknüpft, so wäre eine Unterscheidung von Tonhöhen möglich. Nimmt man an, daß je eine einfache Reihe der Epithelgebilde, die in radiärer Richtung auf den Fasern der Basilarmembran angeordnet sind, einen solchen Resonator darstellen, so reicht, wie Helmholtz (Tonempfind. 1877, 242) auf Grund einer Überschlagsrechnung zeigt, die Zahl derselben völlig aus für die erfahrungs-

gemäß unterscheidbaren Tonhöhen. Bemerkenswert ist auch, daß die Breite der Basilarmembran von der ersten Schneckenwindung bis zur Spitze beständig und zwar bis über das zwölffache zunimmt (Hensen, Z. f. wiss. Zool. **13**, 1863, 492). Demnach wäre die Spitze der Schnecke der Ort, wo die Resonatoren für die tiefsten Töne, die Wurzel der Schnecke der Ort, wo die Resonatoren für die höchsten Töne zu suchen wären. Klinische und experimentelle Erfahrungen stützen eine solche Annahme: Moos und Steinbrügge, Z. f. Ohrenheilk. **10**, 1880, 1; Habermann, A. f. Ohrenheilk. **33**, 1883; B. Baginsky, A. p. A. **94**, 1883, 65.

Die Vorstellung, daß es sich hierbei nur um Resonanzen im physikalischen Sinne handelt, stößt allerdings auf große Schwierigkeiten nicht nur mechanischer Art (Kleinheit der fraglichen Teile), sondern auch akustischer Art. Dahin gehören vor allem die Schwebungs- und Intermittenztöne. Es ist schon oben erwähnt worden, daß zwei Tonschwingungen bei ihrer Zusammensetzung sich entweder verstärken oder auslöschen. Für zwei Töne von nahe gleicher Schwingungszahl trifft beides zu; es wechseln Zeiten der Verstärkung und der Schwächung regelmäßig miteinander ab. Man hört den Klang beständig auf- und abschwellen oder schweben. Die Zahl der Schwebungen oder Stöße in der Zeiteinheit ist gleich der Differenz der Schwingungszahlen der beiden Töne. Ihre Anwesenheit verleiht dem Klange einen unruhigen, rauhen, geräuschartigen Charakter, der bei wachsender Zahl und Stärke der Stöße geradezu unangenehm wirkt. (In bezug auf die Bedeutung der Schwebungen für die größere oder geringere Harmonie zusammenklingender Töne und die hieraus sich ergebenden Folgerungen für die physiologischen Grundlagen der musikalischen Ästhetik sei auf das Werk von Helmholtz verwiesen.)

Schwebungen von mehr als 30 Stößen in der Sekunde verlieren mehr und mehr ihre Rauhigkeit; zugleich tritt, mit zunehmender Schwebungszahl immer deutlicher, ein Ton auf, der den Namen Differenzton führt (R. König, Expériences d'acoustique, Paris 1882, 87 ff.). Hermann (A. g. P. **56**, 1894, 485) hat es wahrscheinlich gemacht, daß es die Amplituden- und Phasenwechsel eines unter den genannten Umständen zuweilen hörbaren vierten Tones, des sog. Mitteltones, sind, die zur Entstehung des Differenztones führen. Diese Annahme wird gestützt durch die Erfahrung, daß der regelmäßig wiederkehrende Ausfall einzelner Schwingungen eines Tones selbst wieder einen Ton erzeugt, den sogen. Intermittenzton.

Diese Töne sind rein subjektiv und wirken nicht auf Resonatoren. Ihre Entstehung im Ohr kann daher nicht durch das Vorhandensein von Resonatoren im physikalischen Sinne erklärt werden. Man wird vielmehr annehmen müssen, daß das Ohr jede Art von Periodizität als Ton empfindet (R. König, a. a. O.), mit andern Worten, daß gewisse nervöse Elemente auf bestimmte Frequenzen abgestimmt sind und in Erregung

geraten, wenn dieselben als Sinusschwingungen, als Intermittenzen oder als oszillierende Schwingungsgruppen mit Phasenwechsel in den Bewegungen des Labyrinths enthalten sind (Zählzellen, Hermann, A. g. P. **56**, 1894, 494). Daneben könnten noch immer resonierende Gebilde im physikalischen Sinne wirksam sein, die von ihnen erregten nervösen Gebilde müßten aber dann auch gegenseitig aufeinander einwirken können. In bezug auf die anatomischen Grundlagen einer solchen Annahme sei auf die Arbeiten von H. Held hingewiesen (A. f. A. 1893, 201, 1897, 350 und Leipz. Abh. **28**, 1902). In der Sinnesphysiologie, in der Physiologie der Muskeln und Nerven finden sich zahlreiche Beispiele für die Einstellung erregbarer Gebilde auf bestimmte Reizfrequenzen, wenn auch eine so scharfe Abstimmung wie hier nirgends beobachtet ist.

Die Annahme einer nervösen Resonanz beseitigt auch die Schwierigkeit, die darin liegt, daß die im Labyrinth noch vorhandenen Enden des Vestibularnerven zwar erschüttert, aber nicht erregt werden sollten. Auch hier könnte die Erregung nur durch jene Reize stattfinden, für die eine Abstimmung vorhanden ist.

Die in neuester Zeit von Max Wien ausgeführten Messungen der Empfindlichkeit des Ohres für Töne verschiedener Höhe (A. g. P. **97**, 1903, 1) haben zu Ergebnissen geführt, die ebenfalls aus der Annahme einer physikalischen Resonanz nicht erklärt werden können. Die Energie der schwächsten, noch wahrnehmbaren Schallbewegungen, die senkrecht zur Schallrichtung durch 1 cm^2 pro Sekunde hindurchtritt, wurde gefunden:

bei der Schwingungszahl 50 zu $3{,}2 \times 10^{-4}$ Erg.
„ „ „ 800 „ 8×10^{-12} „

d. h. die Empfindlichkeit ist für die letztgenannte Tonhöhe und ebenso für die höheren (in welche die Formanten der meisten Vokale fallen) hundertmillionenmal größer als für die tiefen Töne. Für Töne mit über 6400 Schwingungen nimmt dann die Empfindlichkeit wieder sehr rasch ab. Man vgl. hierzu Zwaardemaker, Z. f. Ps. **33**, 1803, 401.

Wird die Erregung durch Töne in die Schnecke verlegt, so muß dort auch die Erregung durch Geräusche stattfinden. Dies geht einmal aus dem Umstand hervor, daß alle Geräusche eine mehr oder weniger ausgesprochene Tonhöhe haben (man vergleiche den Schall der Tritte auf Holz- und Steinpflaster, den Knall eines Zündhütchens und einer Pulverladung etc.), sodann aus der Erfahrung, daß Geräusche aus Tönen entstehen können. Ein Tongewirre, wie das Stimmen des Orchesters, das gleichzeitige Anschlagen vieler Klaviersaiten etc. wirkt als Geräusch. Hierher gehören auch die Schwebungen sowie die Erscheinung, daß Töne, von welchen nur wenige Schwingungen ins Ohr gelangen, den Charakter von Geräuschen annehmen (S. Exner, A. g. P. **13**, 1876, 228), obwohl ihnen noch eine Tonhöhe zukommt (W. Kohlrausch, A. d. P. u. C., N. F., 10, 1880, 1).

Stimme und Sprache.

Von allen dem Ohre zufließenden Schallbewegungen haben die der Stimme und Sprache als Grundlagen des menschlichen Verkehrs die größte Wichtigkeit. Die menschliche Stimme wird erzeugt durch den Kehlkopf, dessen Stimmbänder die Rolle von membranösen Zungen spielen. Durch den Exspirationsstrom (seltener durch den Inspirationsstrom) in Schwingungen versetzt, unterbrechen sie rhythmisch den durchtretenden Luftstrom und bewirken dadurch eine kräftige Resonanz der lufthaltigen Räume, die aber dem Tone zugleich eine eigentümliche von der Gestalt derselben abhängige Klangfarbe verleiht.

Die Stimmlage ist in erster Linie abhängig von den Dimensionen des Apparats. Sie ist daher beim Erwachsenen tiefer als beim Kind, bei dem Manne tiefer als beim Weibe. Die mit der geschlechtlichen Entwicklung einhergehende Vergrößerung des Kehlkopfes führt namentlich beim Manne zu einer Vertiefung der Stimme (Stimmwechsel oder Mutation).

In zweiter Linie ist die Spannung der Stimmbänder maßgebend, die durch die Binnenmuskel des Kehlkopfs in weiten Grenzen verändert werden kann. Auch die Muskeln, die von dem Kehlkopf zu den benachbarten Skelett- und Weichteilen ziehen, wirken hierbei mit. Spannung der Stimmbänder findet statt, wenn der Schildknorpel sich dem Ringknorpel nähert (M. cricothyreoideus) und dabei die Gießbeckenknorpel festgestellt sind, was durch die vereinte Wirksamkeit der Mm. cricoarythaenoidei postici und laterales geschieht. Einen Einfluß auf die Bewegung der Stimmbänder haben ferner die in ihnen eingebetteten Fasern der Mm. thyreoarytaenoidei, indem sie den Bändern verschiedene Dicke und Querschnittsform erteilen können. Die Spannung der Bänder ist ferner von der Stärke des Anblasens abhängig. Es bedarf daher beim Singen eines Tones verschiedener Einstellungen des Apparats für piano und forte.

Die menschliche Stimme verfügt in der Regel über einen Umfang von etwas über eine Oktave und zwar liegt

die Baßstimme in der großen und ungestrichenen Oktave,
der Bariton in der ungestrichenen,
„ Tenor in der ungestrichenen und eingestrichenen,
„ Alt ebenso doch etwas höher,
„ Sopran in der ein- und zweigestrichenen Oktave.

Dieser Stimmumfang gilt für die gewöhnliche, am wenigsten anstrengende Art der Stimmerzeugung, die durch die starke Resonanz des Brustkorbes ausgezeichnet ist und Bruststimme heißt. Durch Übergang in die Kopf- oder Fistelstimme kann der Umfang der Stimme nach oben vergrößert werden. Der Kehlkopf wird dabei gehoben und seine Muskeln stark gespannt. Die Stimmritze, die bei der Bruststimme einen

engen Spalt bildet, ist etwas weiter, die falschen Stimmbänder unter starker Spannung den wahren genähert, vielleicht denselben sogar aufliegend. Auf den letzteren bilden sich hierbei nach Oertel (C. f. d. med. Wiss. 1878, 81 und 99) den Rändern parallele Knotenlinien, die im Verein mit der starken Spannung die hohe Tonlage erklären. Die Kopfstimme klingt leerer und weicher, d. h. an Obertönen ärmer als die Brststimme. Die Resonanz findet hauptsächlich in den luftführenden Räumen des Kopfes statt, daher der Name. Die größere Anstrengung, welche die Kopfstimme erfordert, erklärt sich aus der Muskelleistung, die nicht nur für die Stellung des Kehlkopfs, sondern auch für die Pressung der Exspirationsluft nötig ist. Die Weite der Stimmritze, die veränderte Form und Spannung der Bänder verlangen stärkeres Anblasen.

Neben der Tonerzeugung im Kehlkopf spielt die Resonanz im Ansatzrohr für den Charakter der menschlichen Stimme eine sehr wichtige Rolle. Infolge der großen Veränderlichkeit des Ansatzrohres verfügt die Stimme über vielerlei Klangfarben, die als Vokale bezeichnet werden. Ein wichtiges Unterscheidungsmerkmal dieser Klangfarben von denen der musikalischen Instrumente besteht darin, daß sie durch die Tonhöhe beeinflußt werden. Während also z. B. der Klang gedackter Orgelpfeifen, unabhängig von ihrer Höhe ein feststehendes Schwingungsverhältnis zwischen Grundton und Obertönen aufweist, ändert sich dieses Verhältnis für einen in verschiedenen Höhen gesprochenen oder gesungenen Vokal. Die Erscheinung ist in dem Umstand begründet, daß nur der im Kehlkopf erzeugte Grundton des Vokals seine Höhe ändert, der von Hermann als Formant bezeichnete Eigenton des Ansatzrohres dagegen nahezu konstant bleibt (Helmholtz, Tonempfindungen 1877, 168; Hermann, A. g. P. **47**, 1890, 351; **53**, 1894, 264; **61**, 1895, 169).

Die Lage der Formanten ist nach Hermann (a. a. O. **58**, 1894, 270)

für U im ersten Teil der 1. u. 2. Oktave (ein- und zweigestrichene Oktave),
„ O in der 2. Oktave,
„ A in der Mitte der 2. Oktave,
„ E im Anfang der 1. und am Ende der 3. Oktave,
„ I im ersten Teil der 4. Oktave.

Bei den Vokalen mit tiefliegenden Formanten ist derselbe in der Regel unharmonisch zum Stimmton. Daß er trotzdem mitschwingt, erklärt sich nach Hermann wahrscheinlich in der Weise, daß der Mundraum einen sehr stark gedämpften Resonator darstellt, der in jeder Periode des Stimmtons von neuem angeregt wird. In der Tat zeigen alle gut geschriebenen Vokalkurven schwebungsartige Oscillationen der Amplitude des Formanten in der Periode des Stimmtons (Hermann, A. g. P. **47**, 1890, 374; **61**, 1895, 196). Die Schwingungen des Formanten sind ferner

nicht durchlaufend, sondern sie setzen, wie die Betrachtung der Kurven lehrt, in jeder Periode des Stimmtons unter Phasenverschiebung von neuem ein (Anaperiodizität der unharmonischen Formantenschwingung, Hermann, A. g. P. **61**, 1895, 171). Die Erscheinungen stehen in naher Beziehung zu den Vorgängen bei der Entstehung von Differenz- und Mitteltönen (s. o.). Von diesem Gesichtspunkt betrachtet würde auch die merkwürdige Tatsache Aufklärung finden, daß der Stimmton in den phonographisch geschriebenen Vokalkurven nur schwach vertreten ist, während er für das Ohr stärker ist als der Formant (Hermann, A. g. P. **47**, 1890. 382).

Die Umlaute, sowie die den verschiedenen Dialekten und Sprachen eigentümlichen Vokale bilden Übergänge zwischen den fünf oben angeführten.

Was die übrigen Laute der deutschen Sprache betrifft, so lassen sie sich nach Hermann (A. g. P. **83**, 1900, 1) in folgende Gruppen teilen:

1. Glatte Halbvokale L, M und N. Geräuschlose Klänge oder Vokale, die sich von den eigentlichen Vokalen nur durch geringere Stärke und Offenheit unterscheiden. Sie besitzen, wie die Vokale, Formanten. Bei M und N entweicht die Luft durch die Nase, bei L durch den Mund, zu beiden Seiten der dem Gaumen anliegenden Zungenspitze.

2. Remittierende Halbvokale, R-Laute. Vokale mit selbständigen, denen des M und N naheliegenden Formanten und oscillierender Intensität. Letztere ist bewirkt durch die schnurrende Bewegung der Zunge. Die Zahl der Oscillationen beträgt 20—40 p. Sek. Man unterscheidet ein linguales und ein gutturales R.

Alle übrigen Sprachlaute sind Geräuschlaute und zwar folgender Art:

3. Aphonische Explosivlaute P, T, K, Verschluß des Mundraums durch die Lippen, die Zungenspitze oder den Zungenrücken und Durchbrechung des Verschlusses ohne Stimmerregung im Kehlkopf.

4. Phonische Explosivlaute B, D, G. Die Explosionsgeräusche sind schwach und vom Stimmton begleitet.

5. Aphonische Dauergeräusche F, Ss, Sch, Ch. Der Luftstrom entweicht durch spaltförmige Öffnungen unter blasenden Geräuschen, die je nach dem Sitze der Verengerung verschiedenen Charakter haben.

6. Phonische Dauergeräusche W, weiches S, weiches Sch, J. Das blasende Geräusch tritt hier zurück gegen den Stimmton und erscheint dadurch weicher.

Sämtliche Sprachlaute können übrigens auch ohne Stimmton, dann aber, mit Ausnahme von 3 und 5, nur leise angegeben werden. Es ist dies die sog. Flüsterstimme, bei der der Eigenton des Ansatzrohres durch den Exspirationsstrom angeblasen wird.

Die Gesichtsempfindungen

umfassen eine Gruppe von Empfindungen, deren Zusammengehörigkeit sich ergibt aus ihrem übereinstimmenden Charakter (gleiche Modalität, Helmholtz, Physiologische Optik, Hamburg u. Leipzig 1896, 584), sowie aus den Störungen und Ausfallserscheinungen, die sich einstellen bei Mangel des Lichts, Verschluß der Augen, Erkrankungen des Sehorgans u. s. w.

Als Lichtstrahlen bezeichnet man die Bahnen, längs der sich eigentümliche Bewegungen, die sog. Lichtschwingungen fortpflanzen. Der Vorgang ist unabhängig von der Anwesenheit von Luft oder einer anderen wägbaren Masse. Man nimmt daher an, daß die Schwingungen durch eine besondere, alle Räume durchdringende Substanz, den sog. Äther, fortgepflanzt werden.

Durch die Gesichtsempfindungen erfüllt sich der Raum für das Bewußtsein mit Licht von verschiedener Helligkeit, Farbe und Sättigung. Wie bei dem Tastsinn ist auch hier die räumliche Ordnung mit den Empfindungen innig verknüpft, allerdings mit dem Unterschied, daß hier die Empfindungen niemals auf das empfindliche Organ, sondern stets nach außen bezogen werden. Es hängt dies offenbar eng zusammen mit der Tatsache, daß die leuchtenden Körper von den verschiedensten Entfernungen aus auf das Auge wirken können, während die Einwirkung auf den Tastsinn niemals aus der Ferne, sondern in geringem und stets gleichem Abstand von den nervösen Organen geschehen muß.

Wenn durch Vermittlung der Lichtstrahlen eine Erregung der Sinnesfläche des Auges geschehen soll, derart, daß die räumliche Verteilung der leuchtenden Körper erkannt wird, so muß eine Repräsentation oder Abbildung irgendwelcher Art auf der Sinnesfläche geschehen, und da eine solche Abbildung nicht in der Natur des Lichtes gelegen ist, dessen Strahlen nach allen Richtungen sich ausbreiten, so muß eine Einrichtung im Auge vorhanden sein, durch welche die Abbildung erfolgt. Man hat demnach am Auge einen abbildenden oder dioptrischen Teil und einen empfindlichen oder nervösen Teil zu unterscheiden.

Die der Abbildung dienende Einrichtung des Auges erinnert an eine Camera obscura. Wie diese ist das Auge an der Innenseite mit schwarzem Pigment überzogen, das störende Reflexe abhält; das Licht hat nur durch eine enge Öffnung Zutritt und die einfallenden Lichtstrahlen gehen durch brechende Flächen, die in ihrer Gesamtheit wie eine Glaslinse wirken. Es soll daher vor allem die Lichtbrechung und Abbildung durch Glaslinsen untersucht werden.

Die Abbildung durch Linsen. Von den bikonvexen oder Sammellinsen ist bekannt, daß sie zu beiden Seiten in gleichem und unveränderlichem Abstande einen Brennpunkt haben, der je nach der

Seite, von der das Licht einfällt, als vorderer und hinterer unterschieden wird. Strahlen, die nach der Brechung durch die Linse in dem hinteren Brennpunkt vereinigt werden sollen, müssen von so fernen Körpern kommen, daß sie als merklich unter sich parallel betrachtet werden dürfen. Sie müssen ferner parallel sein zu einer Geraden, welche die beiden Krümmungsmittelpunkte der Linsenflächen verbindet und als optische Achse bezeichnet wird.

Verlaufen die Strahlen zwar parallel unter sich, aber in einem Winkel zur Achse, so liegt auch der Vereinigungspunkt nicht in der Achse, sondern seitlich derselben in einer Ebene, die im Brennpunkt auf der Achse senkrecht steht, der Brennebene. Die Vereinigung paralleler Strahlen in einem Punkte gilt übrigens nur dann, wenn das Bündel paralleler Strahlen einen im Verhältnis zur Linse kleinen Querschnitt hat, d. h. die von ihm getroffene Linsenfläche praktisch als eben gelten kann.

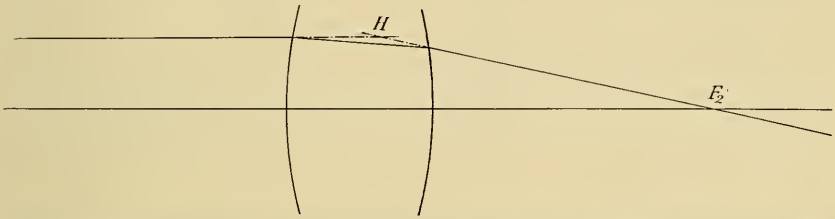


Fig. 54. Brechung eines zur Achse parallelen Lichtstrahles durch eine Sammellinse.

Verfolgt man den Gang eines zur Achse parallelen Lichtstrahles genauer, Fig. 54, so zeigt sich, daß er zunächst beim Eintritt in die Linse zum erstenmal, beim Austritt zum zweitenmal gebrochen wird. Er erleidet also zwei Richtungsänderungen, bevor er gegen den hinteren Brennpunkt zielt. Verlängert man den ausfahrenden Strahl nach rückwärts, den einfallenden nach vorwärts, so treffen sie sich in einem im Innern der Linse liegenden Punkt H, durch den man sich eine brechende Fläche gelegt denken kann, die für sich allein wirkend den einfallenden Strahl gegen den hinteren Brennpunkt ablenkt. Führt man die Konstruktion für eine Anzahl parallel zur Achse einfallender Strahlen durch, so erhält man eine Anzahl von Punkten der gedachten Fläche. Beschränkt man sich, wie oben, auf sehr schmale Strahlenbündel, so wird die Fläche zu einer Ebene, der zweiten oder hinteren Hauptebene. Infolge des symmetrischen Baues der Brillengläser in bezug auf den durch den Rand der Linse gelegten Schnitt muß die zum vorderen Brennpunkt gehörige vordere oder erste Hauptebene zur hinteren symmetrisch sein. Die Abstände der Brennpunkte von den zugehörigen Hauptebenen heißen die erste und zweite Brennweite. Sie sind auf Grund der Symmetrie ebenfalls gleich groß.

Ist die Lage der Hauptebenen und die Brennweite für eine Linse bekannt, so ist die Ablenkung beliebiger Lichtstrahlen durch die Linse angebbar. Man braucht nur zu einem gegebenen Strahl einen parallelen durch den ersten Brennpunkt zu ziehen. Dieser Strahl wird nach der Brechung parallel zur Achse verlaufen und die hintere Brennebene in einem Punkte schneiden, durch den auch die gesuchte Fortsetzung des ersten Strahles hindurchgeht.

Ebenso leicht läßt sich zu einem leuchtenden Punkt A der Bildpunkt a finden. Man begnügt sich, den Weg zweier Strahlen zu verfolgen, Fig. 55, die von dem leuchtenden Punkte ausgehen, und von denen der eine parallel zur Achse, der andere durch den vorderen Brennpunkt geht. Ihr Weg geht nach der Brechung durch den hinteren Brennpunkt bezw. parallel zur Achse, und ihr Schnittpunkt a ist der Vereinigungspunkt sämtlicher von dem leuchtenden Punkte ausgehenden Strahlen. Er ist also das Bild des leuchtenden Punktes und umgekehrt der Ort des leuchtenden Punktes A das Bild für den Fall, daß Strahlen von a ausgehen. Die beiden Punkte sind

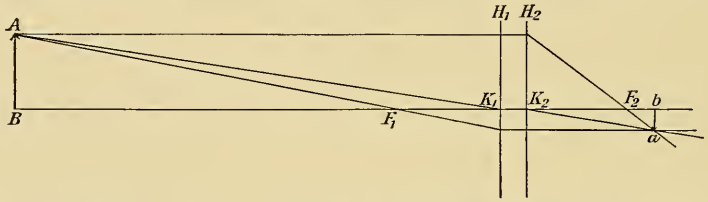


Fig. 55. Konstruktion des zu A gehörigen konjugierten Punktes a mit Hilfe der Hauptebenen H_1 und H_2 und der Brennpunkte F_1 und F_2 einer Sammellinse.

zusammengehörige oder konjugierte. Alle Punkte, die in einer zur Achse senkrechten Ebene liegen, haben ihre konjugierten Punkte ebenfalls in einer zur Achse senkrechten Ebene, welche die konjugierte Ebene heißt. Die Anordnung der konjugierten Punktpaare ist derart, daß die nach oben von der Achse liegenden Teile des Gegenstandes ihre Abbildung unterhalb, die nach links liegenden Teile ihre Abbildung rechts haben. Das Bild ist eine Zentralprojektion des Gegenstandes.

Ein solches Paar konjugierter Ebenen sind auch die beiden Hauptebenen. Dasselbe unterscheidet sich von allen anderen Paaren dadurch, daß die in ihnen liegenden Bilder stets gleich groß und gleich gerichtet sind.

Unter den von einem leuchtenden Punkte auf die erste Hauptebene auftreffenden Strahlen gibt es einen, der aus der zweiten Hauptebene austritt ohne Änderung der Richtung, nur parallel zu sich selbst verschoben. Es ist dies jener Strahl, der auf den Schnittpunkt der ersten Hauptebene mit der Achse zielt. Alle vor der Brechung gegen diesen Punkt gerichteten Strahlen haben ausfahrende Strahlen, die zu ihnen parallel aus dem symmetrischen Punkt der zweiten Hauptebene austreten. Die beiden Punkte werden als Knotenpunkte bezeichnet (K_1 und K_2 in Fig. 55).

Bei Linsen, deren Dicke im Verhältnis zur Brennweite gering ist, kann man den Abstand der beiden Hauptebenen vernachlässigen und sie in eine Ebene zusammenfallen lassen; dieselbe repräsentiert dann die ganze brechende Kraft des Systems. Ebenso fallen dann die beiden Knotenpunkte zusammen in den Schnittpunkt der Achse mit dieser Ebene. Ein vor der Brechung gegen den Schnittpunkt gerichteter Strahl verändert nicht seine Richtung, erleidet auch keine Parallelverschiebung; der ausfahrende Strahl ist einfach die Fortsetzung des einfallenden. Man nennt den Punkt den optischen Mittelpunkt der Linse. Es ist üblich, bei der Konstruktion des Strahlenganges durch Brillengläser die Dicke der Linse und den Abstand der Hauptebenen bezw. Knotenpunkte zu vernachlässigen. Man behandelt die Gläser wie unendlich dünne Linsen und macht von dieser Vereinfachung selbst dann noch Gebrauch, wenn zum Zweck der Verstärkung oder Abschwächung der Wirkung zwei Brillengläser vereinigt werden.

Die optische Wirkung einer Linse wird durch die in Zentimeter ausgedrückte Brennweite gemessen. Die Sammlung oder Konvergenz der Strahlen ist um so größer, je kleiner die Brennweite. Als ein mit der optischen Wirkung wachsendes Maß benützt man den reziproken Wert der Brennweite oder die Brechkraft der Linse, deren Einheit die Dioptrie ist. Man schreibt jener Linse die Brechkraft 1 oder 1 Dioptrie (1 D) zu, deren Brennweite 1 Meter ist. Bezeichnet man mit f die in cm gemessene Brennweite der Linse und mit d ihre unbekannte Brechkraft, so ist

$$d = 100 \text{ cm} \times \frac{1}{f}.$$

Die zusammengehörigen Werte von Brennweite und Brechkraft sind daher:

Brennweite in cm	Brechkraft in Dioptrien
100	1
50	2
33,3	3
25	4
20	5
16,7	6
14,3	7
12,5	8
11,1	9
10	10
8,3	12
6,7	15
5	20
4	25
2	50
1	100

Konstruiert man für verschiedene Stellungen des leuchtenden Körpers die zugehörigen Bilder, so findet man: Die Bilder sehr ferner Gegenstände liegen in der Brennebene. Rückt der Gegenstand bis zur doppelten Brennweite an die Linse heran, so geht das Bild aus der Brennebene heraus bis in eine Entfernung gleich der doppelten Brennweite. Im letzteren Falle sind also Gegenstand und Bild gleichweit von der Linse entfernt und, wie leicht ersichtlich, auch gleich groß. Alle zwischen der einfachen und doppelten Brennweite liegenden Bilder sind kleiner als der Gegenstand. Gelangt letzterer in den Raum zwischen der doppelten und einfachen Brennweite, so rückt das Bild unter zunehmender Vergrößerung aus der doppelten Brennweite hinaus und schließlich ins Unendliche, sobald der Gegenstand in den vorderen Brennpunkt tritt.

Kommt der Gegenstand in den Raum zwischen Brennpunkt und Linse, so kann letztere die von ihm ausgehenden Strahlen nicht mehr konvergent, nur weniger divergent machen. Durch rückwärtige Verlängerung der ausfahrenden Strahlen entsteht ein scheinbares oder virtuelles Bild, das aufrecht und vergrößert ist. Dieser Fall der Abbildung kommt bei dem Gebrauch der Linsen als Lupen in Anwendung.

Will man die Lage der Bilder bei gegebenem Abstand des Gegenstandes durch Rechnung bestimmen, so bedient man sich der Formeln:

$$\text{I.}\quad \frac{1}{a_1}+\frac{1}{a_2}=\frac{1}{f} \quad \text{und}$$

$$\text{II.}\quad e_1 e_2 = f^2,$$

worin a_1 und a_2 die Abstände vom Gegenstand bezw. Bild von den zugehörigen Hauptebenen oder von der unendlich dünnen Linse, e_1 und e_2 die Abstände des Gegenstandes von dem ersten, des Bildes von dem zweiten Brennpunkt und f die Brennweite bedeuten. Aus der Ähnlichkeit der Dreiecke ABK_1 und abK_2 in Fig. 55, S. 356 folgt ferner die Proportion

$$\text{III.}\quad h_1 : h_2 = a_1 : a_2,$$

in der h_1 die Größe des Gegenstandes und h_2 die des Bildes ist.

Während bei Linsen von beiderseits gleicher Krümmung die Hauptebenen symmetrisch zum Randschnitt der Linse, also auch in gleichem Abstande von den Scheitelpunkten der brechenden Flächen gelegen sind, ist ihre Lage eine unsymmetrische bei ungleicher Krümmung. Wird endlich die Linse auf der einen Seite nicht von Luft, sondern von einem anderen brechenden Medium begrenzt, so werden auch die beiden Brennweiten f_1 und f_2 ungleich und zwar verhalten sich $f_1 : f_2 = p : q$, wo p und q die Brechungsindices der Medien zu beiden Seiten der Linse sind. Ferner rücken die beiden Knotenpunkte aus den Hauptebenen heraus, wobei ihr gegenseitiger Abstand gleich bleibt dem Abstand der Hauptebenen, während die Entfernung r des 1. Knotenpunktes von der ersten Hauptebene (oder des 2. Knotenpunktes von der zweiten Hauptebene)

$$r = f_2 - f_1.$$

Es entstehen somit auf der Achse des brechenden Systems sechs sog. Kardinalpunkte, deren Kenntnis genügt, um für jeden einfallenden Strahl den zugehörigen ausfahrenden, für jeden Gegenstand das Bild zu finden. (Man vgl. C. Neumann, Die Haupt- und Brennpunkte eines Linsensystems, Leipzig 1866.)

Die Konstanten des Auges. Der Ersatz der wirklich brechenden Flächen durch die beiden Hauptebenen, der Krümmungsmittelpunkte durch die Knotenpunkte ist um so wichtiger, als er für eine beliebige Zahl brechender Flächen durchführbar ist, mithin auch für das System des Auges. Dabei wird vorausgesetzt, daß die Krümmungsmittelpunkte aller brechenden Flächen in einer Geraden liegen, mit anderen Worten das System ein zentriertes ist. Die Lage der Kardinalpunkte findet man durch Rechnung auf Grund der Gaußschen Gleichungen (Dioptrische Untersuchungen, Göttingen 1840), wenn gewisse Konstanten des Auges bekannt sind, nämlich: Die Brechungsindices der brechenden Medien, die Krümmungsradien der brechenden Flächen und die Entfernung ihrer Scheitelpunkte voneinander.

Die Bestimmung dieser Konstanten für das menschliche Auge wird sehr erleichtert durch Einführung gewisser Vereinfachungen. In dieser Richtung ist vor allem zu beachten, daß die Hornhaut stets von einer dünnen Schicht von Tränenflüssigkeit bedeckt ist, deren Brechungsindex dem des Kammerwassers gleich ist. Die Hornhaut kann daher als eine in diese Flüssigkeit eingetauchte, von konzentrischen Kugelflächen begrenzte dünne und durchsichtige Membran betrachtet werden, die den Strahlengang nicht merklich zu ändern vermag. Sie darf somit unberücksichtigt bleiben, indem man annimmt, daß das Kammerwasser bis an die vordere Hornhautfläche heranreicht und sich dort mit der Krümmung der Hornhaut gegen Luft abgrenzt.

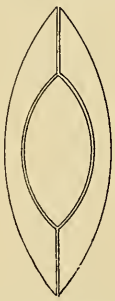


Fig. 56. Meridionalschnitt durch die geschichtete Linse des Auges, schematisch vereinfacht.

Die Bestimmung der Brechungsindices der Tränen, des Kammerwassers und der Glasfeuchtigkeit geschieht mit dem Refraktometer von Abbe. Zur Bestimmung des Brechungsindex der Linse entnahm Helmholtz sie der Leiche und maß die von ihr erzeugten Bilder bekannter Objekte, die Krümmung und Dicke der Linse, Ph. O. 99. Die dabei gemachte Voraussetzung, daß die Linse optisch homogen sei, ist für die vorliegende Betrachtung zulässig, entspricht aber nicht der Wirklichkeit. Die Linse ist zwiebelartig geschichtet, die Schichten haben je näher dem Kern desto höheren Brechungsindex und stärkere Krümmung. Faßt man die menschliche Linse auf als eine Kombination einer fast kugligen Sammellinse als

Kern und zweier konvex-konkaver Deckstücke (Fig. 56, S. 359), so muß die optische Wirkung des Kerns durch die Deckstücke vermindert werden, in um so höherem Grade, je näher ihr Brechungsindex dem des Kerns ist. Die Abnahme des Brechungsindex von dem Kern gegen die Oberfläche hat demnach zur Folge, daß die brechende Kraft der ganzen Linse größer ist, als wenn sie ohne Schichtung durch und durch aus Kernsubstanz bestände. Über die Bedeutung der Linsenschichtung für die Brechung von Randstrahlen vergl. Fick, A. g. P. **19**, 1879, 145; Matthiessen, Ebenda **19**, 1879, 480; **32**, 1883, 97; L. Hermann, Ebenda **18**, 1878, 443; **20**, 1879, 370; **27**, 1882, 291.

Infolge der ungleichen Dichte der Linsensubstanz ist der Gang der Lichtstrahlen in ihr im allgemeinen nicht geradlinig (Exner, A. g. P. **38**, 1886, 274; **39**, 1886, 244; und Physiologie der fazettierten Augen, Leipzig u. Wien 1891). Für die vorliegende Betrachtung wird, wie gesagt, auf diese Eigentümlichkeit nicht Rücksicht genommen, sondern auf die angegebene Weise der Gesamtindex zu 1,45 oder 16/11 bestimmt, während die direkt gefundenen Brechungsindices von der Oberfläche gegen den Kern von 1,396 bis 1,410 ansteigen. Die Brechungsindices von Tränen, Kammerwasser und Glasfeuchtigkeit haben sich nahezu übereinstimmend zu 1,3365 oder 103/77 ergeben.

Zur Bestimmung der Krümmungsradien dienen die von den brechenden Flächen erzeugten Spiegelbildchen. Sie sind von der Hornhaut und der vorderen Linsenfläche, als Konvexspiegeln, aufrecht, von der hinteren Linsenfläche verkehrt. Das Reflexbild der Hornhaut ist durch seine Lichtstärke auffallend, die beiden anderen, besonders das große von der vorderen Linsenfläche viel lichtschwächer. Sie sind am leichtesten zu beobachten, wenn man bei ruhig stehendem Auge die Lichtquelle bewegt, wobei die beiden aufrechten gleichsinnige, das verkehrte gegensinnige Bewegungen ausführen.

Die Messung der Spiegelbilder des Auges kann bei der beständigen Unruhe des Auges nicht durch Anlegen eines Maßstabes geschehen. Helmholtz beobachtete daher das zu messende Reflexbildchen durch das Ophthalmometer, ein Fernrohr, vor dessen Objektivlinse sich zwei planparallele Glasplatten befinden, die um eine gemeinschaftliche vertikale Achse in entgegengesetzter Richtung aber stets um gleichgroße Winkel gedreht werden können. Die eine Platte deckt die obere Hälfte der Objektivlinse, die andere die untere. Die von einem leuchtenden Punkte kommenden durch die beiden Platten in das Fernrohr eindringenden Lichtstrahlen werden nur so lange in einen Bildpunkt zusammengebrochen, als die beiden Platten parallel stehen. Werden die Platten gedreht, so entstehen Doppelbilder, die mit zunehmender Drehung immer weiter auseinanderrücken. Man dreht solange, bis die Doppelbilder des zu messenden Reflexbildchens sich mit den inneren Rändern berühren, d. h. um ihre eigene

Breite gegeneinander verschoben sind. Die Größe dieser Verschiebung kann aus den Konstanten des Ophthalmometers berechnet oder empirisch bestimmt werden. Ist aber die Breite des Bildchens bekannt und außerdem die Breite des gespiegelten Gegenstandes sowie sein Abstand von dem Auge, so läßt sich der Krümmungshalbmesser des Spiegels berechnen.

Nach demselben Verfahren nur entsprechend der viel geringeren Lichtstärke der Bildchen mit besonderen Vorsichtsmaßregeln und unter Korrektur der durch die vorliegenden Schichten bewirkten Ablenkung der Strahlen wurden von Helmholtz auch die Krümmungshalbmesser der vorderen und hinteren Linsenfläche gemessen (Ph. O. 142 ff.).

Die Abstände des vorderen und hinteren Linsenpols vom Hornhautscheitel werden aus der scheinbaren Lage der Spiegelbilder zu gewissen natürlich gegebenen oder willkürlich gewählten Fixpunkten des Auges durch Anvisieren gewonnen (Helmholtz, Ph. O. 27 und 102).

Aus solchen Messungen an mehreren normalen Augen erhielt Helmholtz folgende Mittel-Werte für die Konstanten (Ph. O. 140).

Brechungsindex von Kammerwasser und Glaskörper	1,3365	
„ totaler der Linse	1,4371	
Krümmungsradius der Hornhaut	7,829	mm
„ der vorderen Linsenfläche . . .	10,0	„
„ der hinteren „ . . .	6,0	„
Ort des vorderen Linsenpols	3,6	„
„ „ hinteren „	7,2	„

Hieraus berechnen sich für die auf der Augenachse liegenden Kardinalpunkte folgende Abstände von dem Scheitel der Hornhaut:

Vorderer Brennpunkt	— 13,745
1. Hauptpunkt	+ 1,753
2. Hauptpunkt	2,106
1. Knotenpunkt	6,968
2. Knotenpunkt	7,321
Hinterer Brennpunkt	22,819

In vorstehender Tabelle sind die vom Hornhautscheitel nach dem Innern des Auges gelegenen Strecken mit positiven, die nach außen gelegene mit negativem Vorzeichen versehen.

Es liegt, wie zu erwarten war, ein System mit ungleichen Brennweiten vor. Letztere verhalten sich zueinander wie die Brechungsindices von Luft und Glaskörper. Zugleich ergibt sich aber auch, daß die beiden Hauptpunkte und ebenso die Knotenpunkte so nahe aneinander liegen, daß man sie für die meisten Betrachtungen ohne störenden Fehler zusammenfallen lassen kann. Rundet man dann die übrigen Zahlen noch etwas ab, so erhält man für das sog. reduzierte Auge folgende Werte:

Vordere Brennweite	15 mm
Ort des Hauptpunktes hinter der Hornhaut . .	2 „
Abstand zwischen Hauptpunkt und Knotenpunkt	5 „
Hintere Brennweite	20 „

(Donders, Anomalien der Refraktion und Akkomodation, Wien 1866).

In dem reduzierten Auge sind demnach alle brechenden Flächen ersetzt durch eine einzige mit einem Krümmungshalbmesser von 5 mm (gleich dem Abstande Hauptebene—Knotenpunkt). Dieselbe trennt zwei brechende Medien, deren Brechungsindices sich wie 15 zu 20 verhalten. Da das erste Medium Luft ist mit dem Brechungsindex 1, so ist der Index des anderen 1,333 oder ungefähr der des Wassers. Für Strahlen, die aus dem Auge kommen, ist die Brechkraft 66,7 D, für eintretende Strahlen 50 D. Da indessen die Messung der Brechkraft in Dioptrien nur für in Luft befindliche Linsen gemeint ist, so müßte der letztere Wert durch Multiplikation mit 1,333 auf den entsprechenden Wert für Luft korrigiert werden, was wieder 66,7 D gibt. Nach dem Helmholtzschen Werte für die vordere Brennweite des Auges stellt sich die Brechkraft zu 64,5 D.

Für ein System mit ungleichen Brennweiten gewinnen die auf S. 358 gegebenen Formeln die folgende Gestalt:

$$\text{I. } \frac{f_1}{a_1} + \frac{f_2}{a_2} = 1; \quad \text{II. } e_1 e_2 = f_1 f_2; \quad \text{III. } h_1 : h_2 = (a_1 + r) : (a_2 - r),$$

in denen f_1 und f_2 die beiden Brennweiten, die anderen Zeichen die früheren Werte bedeuten.

Die Akkommodation. Nach vorstehender Formel II ist das Produkt der beiden Brennweiten des reduzierten Auges 15 mm × 20 mm = 300 mm². Ist e_1, der Abstand des leuchtenden Gegenstandes vom Auge (genauer vom vorderen Brennpunkt) gegeben, so findet man für e_2 (Entfernung des Bildes vom hinteren Brennpunkt) folgende Werte:

Für	e_1	= 30	m	oder	30 000	mm	ist	e_2 = 0,01 mm
„	„	= 3	„	„	3 000	„	„	„ = 0,1 „
„	„	= 0,3	„	„	300	„	„	„ = 1,0 „
„	„	= 0,15	„	„	150	„	„	„ = 2,0 „

Es liegen demnach die Bilder aller zwischen äußerster Ferne und kleinster Arbeitsnähe befindlichen Gegenstände in einem Raum von nur 2 mm Tiefe. Bekanntlich ist für normale und namentlich jugendliche Augen scharfes Sehen in sämtlichen genannten Entfernungen möglich. Die Dicke der Netzhaut beträgt im Gebiete des gelben Fleckes im Maximum 0,5 mm, im Grunde der Netzhautgrube d. h. am Orte des schärfsten Sehens nur 0,08 mm. Es haben daher nicht alle Bilder hintereinander in der Netzhaut Platz und es muß notwendig eine Einstellung oder

Akkommodation stattfinden, wenn verschieden ferne Gegenstände in der Netzhaut zur Abbildung gelangen sollen. Daß eine solche stattfindet, zeigt sich darin, daß nahe und ferne Gegenstände nicht gleichzeitig, wohl aber abwechselnd scharf gesehen werden können. Unscharfes Sehen bedeutet, daß die Bildebene nicht mit der empfindlichen Fläche des Auges zusammenfällt, sondern entweder davor oder dahinter liegt. In beiden Fällen wird dieselbe nur von Zerstreuungskreisen getroffen.

Als die Ruhelage des Auges ergibt sich die Einstellung in die Ferne, während die Einstellung auf die Nähe auf die Dauer ermüdet. Die objektive Veränderung, die dabei im Auge vorgeht, verrät sich durch eine Änderung der Linsenbilder, d. h. der von der vorderen und hinteren Linsenfläche gelieferten Reflexbilder. Beide werden kleiner, das von der hinteren Fläche nur in geringem Maße, das von der vorderen Fläche beträchtlich. Die Linse wird also stärker gewölbt, und der vordere Linsenpol nähert sich gleichzeitig der Hornhaut. Mit dieser Umformung der Linse geht eine Verengerung der Pupille einher.

Wie früher an dem ruhenden, auf die Ferne eingestellten Auge, so kann auch am akkommodierten Auge die Größe der Spiegelbilder benützt werden zur Bestimmung der Krümmungsradien. Nach Helmholtz (Ph. O. 140) beträgt

	Einstellung für die Ferne	für die Nähe
Der Krümmungshalbmesser der vorderen Linsenfläche	10 mm	6 mm
„ hinteren „	6 „	5,5 „
Ort des vorderen Linsenpols	3,6 „	3,2 „
„ „ hinteren „	7,2 „	7,2 „

Der hintere Linsenpol verändert somit nicht seinen Ort. Die brechende Kraft des Systems nimmt um etwa $6^1/_2$ D zu.

Die stärkere Wölbung der Linse bei der Akkommodation entsteht nicht durch Druck auf den Linsenrand, sondern durch Erschlaffung ihres Aufhängeapparates, der Zonula. Die Linse des ruhenden Auges ist infolge der Spannung der Zonula abgeflacht; sie bewegt sich als elastischer Körper beim Nachlassen der Spannung gegen ihre Gleichgewichtslage, die einer stärkeren Krümmung entspricht. Da die Linse mit zunehmendem Alter starrer wird, nimmt auch die Formänderung und damit die Akkommodation beständig ab. Die Entspannung der Zonula wird durch den (glatten) Ziliarmuskel bewirkt, der von der Korneoskleralgrenze entspringt und in der Gefäßhaut des Auges, insbesondere im Ziliarkörper endigt. Er zieht bei seiner Kontraktion die Gefäßhaut und die mit ihr verwachsene Zonula nach vorn, wobei letztere erschlafft. Die Entspannung der Zonula kann soweit gehen, daß die Linse im Auge schlottert (Heß, A. f. Ophth. **42**, 1896, 288; Einthoven, E. d. P. **1**, II, 680). Atropin lähmt die Akkommodation, Eserin bewirkt einen Akkommodationskrampf.

Die Fähigkeit zu akkommodieren ist individuell sehr verschieden. Man nennt den nächsten Punkt, auf den das Auge sich einstellen kann, den Nahepunkt, den entferntesten den Fernpunkt. Denkt man sich die Strahlen aus dem Auge kommend, so ist ihre gegen den Fernpunkt gerichtete Konvergenz $\frac{1}{F}$, worin F der in Meter ausgedrückte Abstand des Fernpunktes von dem Auge; die Konvergenz der nach dem Nahepunkt zielenden Strahlen ist entsprechend $\frac{1}{N}$. Die durch die Akkommodation bewirkte Konvergenzvermehrung ist demnach $\frac{1}{N} - \frac{1}{F} = \frac{1}{A}$.

Als normale oder emmetropische Augen gelten jene, deren Fernpunkt im Unendlichen liegt; der Nahepunkt kann bei jugendlichen Individuen bis 0,15 m und näher an das Auge herangehen. Die Akkommodationsleistung oder Akkommodationsbreite bestimmt sich demnach zu

$$\frac{1}{0{,}15} - \frac{1}{\infty} = \frac{1}{0{,}15} = 6{,}7 \text{ D.}$$

Die Akkommodationsleistung kann durch eine Linse von 6,7 D ersetzt werden; $\frac{1}{A}$ repräsentiert demnach die Konvergenzzunahme durch eine der Akkommodation gleichwertige Linse, die sog. Akkommodationslinse.

Die Refraktionsanomalien. Augen, die ihren Fernpunkt nicht im Unendlichen haben, heißen ametropische. Entweder liegt er jenseits unendlich, d. h. die Augen vereinigen ohne Akkommodation nur solche Strahlen auf ihrer Retina, die konvergent ins Auge fallen; ihr (virtueller) Fernpunkt liegt hinter dem Auge, in negativer Entfernung von demselben, dieser Zustand heißt Hypermetropie, Weitsichtigkeit. Oder der Fernpunkt liegt in endlicher Entfernung vor dem Auge, dann ist Kurzsichtigkeit oder Myopie vorhanden. Die meisten Fälle von Ametropie sind Achsenametropien, d. h. durch anomale Achsenlänge des Auges bedingt. Hypermetrope Augen haben eine zu kurze, myope eine zu lange Augenachse.

Die Ametropie wird gemessen durch jenes Brillenglas, welches das nicht akkommodierte Auge in den Stand setzt, ferne Gegenstände scharf zu sehen. Hat z. B. ein Myop den Fernpunkt in 33 cm, so wird eine dicht vor das Auge gesetzte Konkavlinse von — 3 D die von fernen Gegenständen kommenden (parallelen) Strahlen so divergent machen, daß sie von einem 33 cm vor dem Auge liegenden Punkt zu kommen scheinen. Mit Hilfe dieser Linse sieht also das Auge die Ferne scharf, seine Myopie ist korrigiert. Es ist üblich, die Ametropie durch das korrigierende Brillenglas zu bezeichnen; man spricht demnach in dem angenommenen Falle von einer Myopie von 3 D.

Der Augenspiegel. Von dem in das Auge dringenden Licht wird der größte Teil durch das Pigment absorbiert. Ein Bruchteil gelangt aber bis an die Sklera, wird hier zurückgeworfen, durchdringt von neuem die Aderhaut und Netzhaut und gelangt schließlich nach außen. Mit Hilfe dieses Reflexlichtes ist es möglich, den Hintergrund des Auges zu sehen, wobei der dioptrische Apparat als Lupe dient.

Gesetzt das untersuchte Auge, künftig als U bezeichnet, sei emmetrop, so werden die von seiner Netzhaut ausgehenden Strahlen nach der Brechung als parallele Strahlenbündel austreten. Ist das beobachtende, künftig als B bezeichnete Auge ebenfalls emmetrop, so kann es diese Strahlen ohne weiteres auf seiner Netzhaut vereinigen, also den Hintergrund von U sehen. Es ist demnach in Fig. 57 der Punkt Q das Bild von P und umgekehrt: alle von P durch die Pupille von U austretenden Strahlen werden von B in Q vereinigt. Das Bild ist aber äußerst licht-

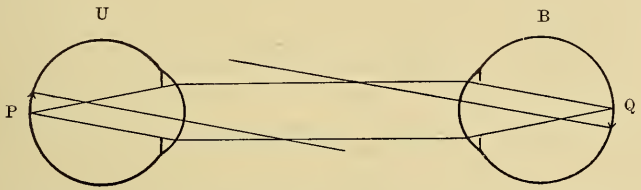


Fig. 57. Beobachtung des Augenhintergrundes im aufrechten Bilde. Der Beleuchtungsspiegel ist nicht gezeichnet. Das untersuchte Auge U und das beobachtende B sind als emmetropisch angenommen.

schwach, da P nur von solchem Licht beleuchtet wird, das neben der Pupille durch die Iris und Sklera in das Auge dringt.

Zur Erhöhung der Lichtstärke brachte Helmholtz, Wissensch. Abh. II, 229 und 261, einen Satz schräg gestellter Glasplatten zwischen U und B, welcher das Licht einer seitlich aufgestellten Lampe ins Auge U wirft und die aus ihm zurückkommenden Strahlen nach B gelangen läßt. Für die ärztliche Untersuchung des Auges werden gewöhnlich in der Mitte durchbohrte Hohlspiegel verwendet.

Sind U oder B oder beide nicht emmetrop, so muß deren Ametropie korrigiert werden. Hat z. B. U eine Myopie von 3 D, B eine solche von 2 D, so wird ein Glas von —3 D die aus U kommenden Strahlen parallel machen und ein weiteres Glas von —2 D wird die für B nötige Divergenz herbeiführen. Ein Glas von —5 D wird demnach B gestatten, den Hintergrund von U deutlich zu sehen. Wird von dieser Linse die zur Korrektur von B nötige abgezogen, so erhält man die zur Korrektur von U erforderliche. Die Untersuchung gibt demnach Aufschluß über den Refraktionszustand von U.

Wie aus Fig. 57 ersichtlich, finden die oberhalb P liegenden Netzhautbezirke von U ihre Abbildung unterhalb Q im Auge B. Für B erscheint daher die Netzhaut von U geradeso orientiert, wie sie bei direkter Betrachtung erscheinen würde, nur durch den dioptrischen Apparat von U vergrößert. Man nennt daher die beschriebene Methode die Untersuchung im aufrechten Bilde.

Ein anderes Verfahren, Fig. 58, besteht darin, daß vor das Auge U eine Sammellinse gebracht wird, die das aus dem Auge kommende Licht zu einem in M liegenden reellen Bilde vereinigt, das von dem Auge B betrachtet wird. Dem Auge erscheint die Netzhaut von U verkehrt „Untersuchung im umgekehrten Bilde“, weniger stark vergrößert, dafür aber in größerer Fläche sichtbar als bei dem erst beschriebenen Verfahren.

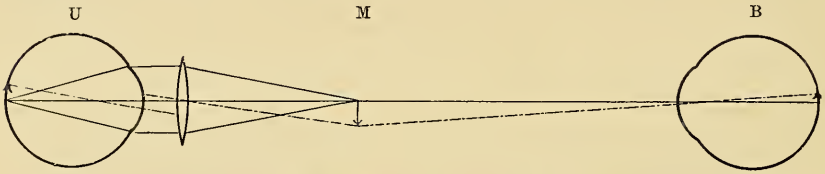


Fig. 58. Beobachtung des Augenhintergrundes im umgekehrten Bilde.

Das aus dem Auge dringende Licht ist rot gefärbt, um so dunkler je stärker pigmentiert das Auge ist. Die rote Farbe rührt her von dem Blute der Gefäßhaut, die von dem Lichte zweimal durchsetzt wird. Dort wo die Gefäßhaut fehlt wie an der Eintrittstelle des Sehnerven, tritt die Farbe des Gewebes zutage. Deshalb erscheint der Sehnerv als eine helle Scheibe, in deren Mitte die Retinalgefäße auftauchen. Die Lage und Verzweigung dieser Gefäße, die gelbe Färbung der Macula, die Verteilung der Wirbelvenen und vieles andere kann, abgesehen von pathologischen Veränderungen, durch den Augenspiegel beobachtet werden. Dagegen wird die Impregnation der Stäbchen mit Sehpurpur, sofern sie vorhanden, nicht wahrgenommen. Sie verschwindet unter dem lebhaften Rot des Blutes.

Die Erregungsvorgänge.

Die Umwandlung der Energie des Lichtes in Nervenerregung findet in der Netzhaut statt und wird durch photochemische Prozesse vermittelt. Der Angriffspunkt des Lichtsreizes ist die äußerste, dem Pigmentepithel anliegende Schicht der Zapfen und Stäbchen. Hierfür spricht die optische Unerregbarkeit der Netzhaut an der Eintrittstelle des Sehnerven, der eigentümliche Bau der Netzhaut in der Gegend des schärfsten Sehens und die entoptische Erscheinung des Schattens der Netzhautgefäße.

Die Existenz eines blinden Fleckes oder Skotoms im Gesichtsfeld jeder Netzhaut wird bei zweiäugigem Sehen nicht bemerklich, weil die beiden Gesichtsfelder sich gegenseitig ergänzen. Bei einäugiger Beobachtung beginnt der Defekt in einem Abstand von etwa 12 Grad temporal vom Fixationspunkt und erstreckt sich bis etwa 18 Grad. Der scheinbare horizontale Durchmesser ist somit 6 Grad, der vertikale meist noch etwas größer. Für den in 1 Meter Entfernung stehenden Beobachter verschwindet eine Kreisfläche von 10 cm Durchmesser, wenn der Mittelpunkt derselben schläfenwärts 25 cm vom Fixationspunkt entfernt ist. Aus der Tatsache des blinden Flecks folgt, daß die Fasern des N. opticus für Licht nicht empfindlich sind.

Die Stelle des deutlichsten Sehens, die Netzhautgrube, ist durch das Fehlen der vorderen dem Glaskörper zugewendeten Schichten der Netzhaut ausgezeichnet, sowie durch eine besonders dichte Anordnung langgestreckter Zapfen (über 13000 pro mm², Salzer, Wiener Ber. **81**, III, 1880). Die als Stäbchen bezeichneten Elemente fehlen hier fast oder ganz, treten dagegen in den peripheren Teilen der Netzhaut in größerer Zahl auf.

Die auf der Glaskörperseite der Netzhaut verlaufenden Netzhautgefäße werfen auf die empfindliche Schicht Schatten, die man am leichtesten wahrnimmt, wenn man Licht von ungewöhnlicher Richtung her ins Auge bringt. Man entwirft hiezu mittelst einer Sammellinse das Bild einer starken Lichtquelle auf der Sklera, die genug von dem Lichte durchläßt, um die Gefäßschatten für den Beobachter auf dem sonst verdunkelten Gesichtsfelde sichtbar zu machen. Aus der bei Bewegung der Lichtquelle erfolgenden scheinbaren Verschiebung der Gefäßfigur hat M. Müller den Wert von 0,2—0,3 mm für die Entfernung zwischen Gefäßen und empfindlicher Schicht abgeleitet (Würzb. Verh. **4**, 1855, 100; **5**, 1855, 411), was mit dem anatomisch gemessenen Abstand zwischen den Gefäßen und der Schicht der Zapfen in guter Übereinstimmung steht.

Es sind noch weitere Tatsachen bekannt, die es nahe legen, die Erregung in der genannten Schicht entstehen zu lassen. Die Zapfen und Stäbchen stehen in inniger Berührung mit dem Pigmentepithel; ihre der Aderhaut zugewendeten Enden sind geradezu in das Protoplasma des Epithels eingebettet. In der Pigmentschicht wird der größte Teil des Lichtes absorbiert, zum Teil wohl in Wärme verwandelt, zu einem anderen Teil aber zu chemischen Umsetzungen verbraucht. Auf das Vorhandensein solcher deutet die Beobachtung, daß die Stäbchen einen lichtempfindlichen Farbstoff enthalten, der von dem Pigmentepithel oder doch mit Beihülfe desselben gebildet und regeneriert wird. Der als Sehrot oder Sehpurpur bekannte Farbstoff läßt sich durch Lösungen von gallensauren Alkalien extrahieren. Er besitzt ein charakteristisches Absorptionsspektrum mit starker Auslöschung im grüngelb und grün einer schwächeren im Blau, während rot und violett fast ungeschwächt hindurchgehen. Die

Lösungen wie die isolierten Netzhäute bleichen rasch im Lichte, Kühne Handb. d. P. **3**, I, Leipzig 1879, 235.

Belichtung der Netzhaut ist nicht nur mit einer Bleichung des Sehpurpurs, sondern auch mit morphologischen Veränderungen in ihr verknüpft. Die Pigmentkörner des Epithels, die in dem verdunkelten Auge in der Umgebung der Zellkerne angehäuft sind, wandern bei der Belichtung zwischen die Zapfen und Stäbchen. Gleichzeitig kontrahieren sich die sog. Innenglieder der Zapfen, wodurch diese Gebilde an die Membrana limitans herangerückt werden. Van Genderen Stort, A. f. Ophth. **33**, 1887, 229.

Endlich führt Belichtung der Retina zu Oscillationen des am verdunkelten Auge stets vorhandenen galvanischen Stroms, des sogen. Ruhestroms, deren Kenntnis in neuerer Zeit namentlich durch S. Fuchs gefördert worden ist. A. g. P. **56**, 1894, 408 und **84**, 1901, 425.

Unter der Wirkung des Lichtes entstehen in der Retina Nervenerregungen, die sich in der Bahn des Sehnerven nach dem Gehirn fortpflanzen. Die einstrahlenden Erregungen fließen, unter Vermittlung des vorderen Vierhügels, zum Teil reflektorisch über in die zentrifugalen Bahnen zu den inneren und äußeren Muskeln der Augen und den Muskeln des Kopfes. Die Verengerung beider Regenbogenhäute auf Lichteinfall, ihre Erweiterung im Dunkeln, der Lidschluß bei plötzlicher Belichtung sind einige dieser Reflexe. Blendend helles Licht führt zur Tränenabsonderung, zum Niesen, zur Wendung des Kopfes etc.

Subjektive Erregungserscheinungen. Die Erregung der Retina führt ferner zu psychophysischen Vorgängen im Gehirn, d. h. zu solchen materiellen Vorgängen, die mit Bewußtseinerscheinungen verknüpft sind. Dieselben sind entweder Lichtempfindungen im engeren Sinne, oder Blendungsgefühle. Letztere gehen nach Resektion des ersten Astes des Trigeminus verloren, F. Krause, Neuralgie des Trigeminus, Leipzig, 1896, 77.

Die eigentlichen Lichtempfindungen sind einer Variation nach drei Richtungen fähig: nach ihrer Intensität oder Helligkeit, ihrer Qualität oder Farbe und ihrer Individualität oder Örtlichkeit.

Die Helligkeit eines Lichtes ist eine Funktion der lebendigen Kraft der Lichtschwingungen. Da eine Messung der letzteren in absolutem Maße bis jetzt nicht möglich ist, spielt die Vergleichung der Helligkeit zweier Lichter durch das Auge, die Photometrie, in Wissenschaft und Technik eine große Rolle.

In bezug auf ihre Qualität oder Farbe zeigen die Lichtempfindungen eine derartige Mannigfaltigkeit, daß man lange Zeit vergeblich nach einem ordnenden Prinzip gesucht hat. Man ging hierbei von gewissen natürlich vorkommenden gefärbten Stoffen, den sog. Pigmenten aus. Erst durch

Newtons Entdeckung der Zerlegbarkeit des Sonnenlichtes wurde ein rationeller Ausgangspunkt für eine Einteilung geschaffen. Bei der prismatischen Zerlegung wird das gemischte weiße Licht in seine Bestandteile, Strahlen von verschiedener Wellenlänge und Brechbarkeit auseinandergezogen. Jeder Wellenlänge entspricht eine besondere, von den benachbarten Wellenlängen nur wenig, von den entfernteren mehr oder weniger stark abstechende Farbe. Die Gesamtheit der spektralen Farben bildet eine kontinuierliche Reihe, die mit einem Rot von 760 $\mu\mu$ (Milliontelmillimeter) beginnt und mit einem Violett von etwa 380 $\mu\mu$ endigt. Lichtstrahlen von größerer Wellenlänge als 760 $\mu\mu$ erregen zwar die Wärmenerven der Haut aber nicht das Auge; sie heißen daher ultrarote oder Wärmestrahlen. Die kurzwelligen Strahlen können unter günstigen Umständen noch bis zur Länge von 300 $\mu\mu$ sichtbar sein durch die von ihnen hervorgerufene Fluoreszenz der Netzhaut, Helmholtz, Ph. O. 286. Dieses ultraviolette Licht zeigt aber keinen mit der Änderung der Wellenlänge einhergehenden Wechsel der Farbe; es erscheint gleichmäßig „lavendelgrau".

In bezug auf seinen physiologischen Eindruck zeigt das violette Licht zweifellos wieder eine gewisse Verwandtschaft mit dem Rot. Mischt man spektrales rot und violett, so erhält man Purpurfarben, die je nach dem Mengenverhältnis der beiden Komponenten alle Übergänge zwischen rot und violett darstellen können. Auf diese Weise wird die Reihe der spektralen Farben, unter Einbeziehung des Purpurs, zu einer in sich geschlossenen Mannigfaltigkeit von Empfindungen, so daß man sie nach dem Vorgange Newtons in einem Kreise anordnen kann (Farbentafel).

Eine andere durch Mischung erzielbare Empfindung ist das Weiß. Es entsteht durch Vereinigung entweder sämtlicher in Spektrum vorhandenen oder zweier geeignet gewählter Lichter, die als komplementäre Farbenpaare bezeichnet werden. Solche Paare, deren es unzählige gibt, sind z. B. die folgenden:

Rot und grünblau,
orange und cyanblau,
gelb und indigblau,
grünlichgelb und violett.

Ordnet man die komplementären Farbenpaare derart auf der Farbentafel, daß ihre Verbindungslinien Durchmesser des Kreises sind, so erhält das Weiß seine Stellung im Zentrum der Tafel. Damit ist zugleich gesagt, daß die auf verschiedene Art hergestellten Weißmischungen für das Auge gleichwertig sein sollen, wie es in der Tat der Fall ist. Das Auge kann die in einer Mischfarbe vorhandenen Komponenten nicht unmittelbar wahrnehmen, im Gegensatz zum Ohre, das die in einem Klange vorhandenen Teiltöne ohne weiteres heraushört.

Eine vollständige Darstellung der Mischungsergebnisse von Spektralfarben durch die Farbentafel ist möglich, wenn man sich die Intensität, mit der die Komponenten in die Mischung eingehen, durch Gewichte repräsentiert denkt. Der Ort des Gemisches ist dann in dem gemeinsamen Schwerpunkt zu suchen. Auf diese Weise entsteht die geometrische Farbentafel. (Man vgl. Graßmann A. d. P. und C. **89**, 1853, 69; Helmholtz Ph. O. 326.) Es liegen dann alle Mischungen aus einer Spektralfarbe und Weiß (die ungesättigten Farben) auf der Verbindungslinie der beiden, und es kann jede Farbe der Tafel eindeutig bestimmt werden durch Angabe

1. einer Quantität Weiß,
2. einer Quantität gesättigten farbigen Lichtes,
3. der Wellenlänge dieses Lichtes.

Statt dieser Bestimmungsstücke können auch drei gesättigte Farben gewählt werden, aus deren Zusammenmischung in wechselnden Mengenverhältnissen alle Lichter entstehen können, die innerhalb des von ihnen eingeschlossenen Dreiecks liegen. Stets stellt sich die Gesamtheit der möglichen Farbenempfindungen als eine dreifach bestimmte Mannigfaltigkeit dar.

Von dieser Erfahrungstatsache ausgehend nehmen die verschiedenen Theorien der Farbenempfindung eine dreifache Gliederung des lichtempfindlichen Apparates an. Aus der verschiedenen Stärke der Erregung in den supponierten 3 Gliedern würden dann durch einen, in übergeordneten nervösen Organen stattfindenden Verschmelzungsprozeß die verschiedenen Empfindungen resultieren. Es ist hier nicht der Ort auf die einzelnen Theorien näher einzugehen. Am weitesten durchgeführt und heuristisch wertvoll sind die Hypothesen von Young-Helmholtz Ph. O. 344 und E. Hering, Wiener Ber. **69**, 1874, 85 und **70**, 1874, 169.

Zur Untersuchung der Mischungserscheinungen kann man sich in allen Fällen, wo es auf sehr genaue Messungen nicht ankommt, statt des schwieriger herstellbaren spektralen Lichtes der Pigmente bedienen. Doch muß ihre Mischung so geschehen, daß sich ihre Wirkungen auf das Auge addieren, nicht subtrahieren. Ein bequemes Verfahren zur additiven Mischung von Pigmenten bietet der Farbenkreisel.

Umstimmungen des Sehorganes. Die physiologische Wirkung eines Lichtes ist nicht nur von seinen physikalischen Eigenschaften abhängig, sondern auch von der Beschaffenheit des Sehorgans. Ein gegebenes Licht wird auf eine ausgeruhte Netzhautstelle stärker wirken als auf eine schon vorher gereizte. Läßt man ein Licht von konstanter Beschaffenheit auf das Auge wirken, so nimmt die Empfindung in der ersten Zehntelsekunde (bei schwachen Reizen auch noch in den beiden folgenden) an Intensität zu, um dann allmählich ab-

zusinken. Exner, Wiener Ber. **58**, II, 1868, 601. Wird die Belichtung unterbrochen, so kehrt die Netzhautstelle nicht sofort in den Ruhezustand zurück, sondern die Erregung der vom Licht getroffenen Stelle dauert noch geraume Zeit an. Darauf beruht es, daß periodisch wiederkehrende Reize bei genügend häufiger Wiederholung zu einer kontinuierlichen Empfindung verschmelzen, wie dies vom Farbenkreisel, dem Lebensrad, dem Kinematographen und anderen derartigen Vorrichtungen bekannt ist. Über die hierbei maßgebenden Bedingungen vgl. Marbe, A. g. P. **97**, 1903, 335. Die nachdauernde Erregung wird als positives Nachbild bezeichnet. Gleichzeitig ist die Netzhautstelle unterempfindlich für neueinfallendes Licht. Wird das Auge auf eine helle Fläche gerichtet, so macht sich die Nachwirkung der ersten Reizung durch eine verminderte Helligkeit an der fraglichen Stelle bemerklich: das sog. negative Nachbild. Auch bei geschlossenem Auge heben sich die Nachbilder, positiv oder negativ, von dem dunklen Grunde ab, der aber stets von einem eigentümlichen Nebel, dem sog. Eigenlicht der Netzhaut, erfüllt ist. Die negativen Nachbilder farbiger Objekte sind komplementär gefärbt. Helmholtz, Ph. O. 501, C. Hess, A. f. Ophth. **36**, 1890, 1.

Eine zweite hierher gehörige Erscheinung ist die Lichtinduktion, worunter man versteht, daß die Erregung sich von der durch das Licht getroffenen Stelle auf benachbarte nicht belichtete ausbreitet, oder allgemeiner ausgedrückt, dort eine Umstimmung hervorruft. Besonders charakteristische Beispiele hierfür hat E. Hering mitgeteilt, Wiener Ber. **66**, 1872, 5; **68**, 1873, 186 und 229, A. g. P. **47**, 1890, 236.

Endlich gehören hierher die Umwandlungen, die der Sehapparat durch längeren Aufenthalt im Dunkeln bezw. im Hellen erfährt. Im Dunkeln findet nicht nur eine Steigerung der Erregbarkeit, sondern auch eine qualitative Änderung der Reaktion, besonders auf schwaches Licht statt, derart, daß alles Licht farblos erscheint und die verschiedenen Wellenlängen des Spektrums sich nur noch durch ungleiche Helligkeit unterscheiden. Die Helligkeit des langwelligsten Lichtes (Rot für das farbensehende Auge) ist so gering, daß das Spektrum verkürzt erscheint, das Maximum der Helligkeit ist aus der Gegend der D-Linie bis nahe an E verschoben. Überhaupt erscheinen die kurzwelligen Lichter viel heller als die langwelligen. Messungen finden sich bei v. Kries, Z. f. Ps. **15**, 1897, 327. Ist das Spektrum gerade lichtstark genug, um farbiges Sehen zu ermöglichen, so bleibt für das vorher verdunkelte Auge die veränderte Helligkeitsverteilung neben dem farbigen Eindruck bestehen, und erst bei größerer Helligkeit bezw. nach längerer Belichtung des Auges stellt sich die für Tageslicht gewohnte Reaktion wieder ein. Die beiden Zustände werden als Dunkel- bezw. Helladaption unterschieden.

Es ist bemerkenswert, daß die verschiedenen Bezirke der Netzhaut an der Umstimmung in ungleichem Maße beteiligt sind. Die zentralen

Partieen zeigen sie in geringerem Grade als die Peripherie, in nächster Nähe des Fixationspunktes (in der Netzhautmitte) fehlt sie ganz, v. Kries und Nagel, Z. f. Ps. **23**, 1900, 61. Kleine farbige Felder behalten daher bei abnehmender Beleuchtung auch für das dunkeladaptierte Auge ihre Farbe und ihr Helligkeitsverhältnis bis zum Verschwinden, solange sie fixiert werden, nicht dagegen im indirekten Sehen. v. Kries, C. f. P., **10**, 1896, 1. Demgemäß bleiben auch von dem helladaptierten Auge eingestellte Farbengleichungen für das dunkeladaptierte Auge nur solange richtig, als die Felder von geringer Ausdehnung sind und fixiert werden.

Diese Beobachtungen haben von neuem die Aufmerksamkeit auf eine Vermutung gelenkt, die seinerzeit von M. Schultze auf Grund vergleichend anatomischer Untersuchungen ausgesprochen worden ist (A. m. A. **2**, 1866, 255), daß die Stäbchen einen Apparat darstellen, der vorwiegend zum Sehen in der Dämmerung befähigt ist. Der von Boll, Berliner Ber. 12. Nov. 1866 und Kühne, Handb. **3**, I, 264, erbrachte Nachweis, daß nur die Stäbchen Sehpurpur enthalten, die von A. König gefundene Übereinstimmung zwischen der Lichtabsorption durch den Purpur und der Helligkeitsverteilung im farblosen Spektrum des dunkeladaptierten Auges (Berliner Ber. 21. Juni 1894), endlich die von der v. Kriesschen Schule ausgeführten messenden Bestimmungen über die verschiedene Funktionsweise des Auges je nach seiner Adaptation haben der erwähnten Hypothese eine große Wahrscheinlichkeit verliehen. Man vgl. die Abhandlungen zur Physiologie der Gesichtsempfindungen, herausgegeben von J. v. Kries, Leipzig 1897 und 1902.

Die Lokalisation der Gesichtsreize. Zwei nach Stärke und Farbe gleiche Lichtreize können immer noch eine Verschiedenheit aufweisen, die als eine örtliche bezeichnet wird. Ein die Netzhaut treffender Reiz wird nach außen verlegt in eine Gerade, die von dem gereizten Punkte durch den Knotenpunkt des Auges zielt. Man nennt diese Gerade den Sehstrahl. Denkt man sich die Gesamtheit der erregbaren Netzhautpunkte mit Hilfe der zugehörigen Sehstrahlen auf eine außerhalb des Auges liegende Fläche projiziert, so entsteht ein Gesichtsfeld. In demselben liegen folgende ausgezeichnete Orte:

1. Der Schnittpunkt der optischen Achse des Auges.
2. Der Schnittpunkt der Gesichtslinie, d. h. des durch die Netzhautmitte gezogenen Strahles. Dieselbe liegt vor dem Auge nasenwärts von der optischen Achse und bildet mit ihr einen Winkel von 3,5—8 Grad (Helmholtz, Ph. O. 109). Der Schnittpunkt der Gesichtslinie heißt Fixationspunkt.
3. Der Ort des blinden Fleckes.

Das Bewußtsein nimmt beständig die gesamten in der Netzhaut vor sich gehenden Erregungen in Gestalt eines stetig ausgedehnten Gesichtsfeldes wahr. Fehlende Erregung innerhalb des Gesichtsfeldes wird als Schwarz empfunden. Der Fixationspunkt und dessen Umgebung stehen dabei im Mittelpunkte der Aufmerksamkeit. Die von dem dioptrischen Apparat auf der Netzhaut verkehrt entworfenen Bilder werden bei der Projektion auf das Gesichtsfeld wieder umgedreht. Die leuchtenden Gegenstände werden daher aufrecht gesehen.

Die in der Gegend des blinden Flecks vorhandene Lücke wird für gewöhnlich auch bei einäugigem Sehen nicht wahrgenommen, sondern durch einen eigentümlichen unter der Schwelle des Bewußtseins bleibenden Prozeß nach Maßgabe der benachbarten Teile des Gesichtsfeldes ergänzt.

Die Ausdehnung des Gesichtsfeldes ist von dem Fixationspunkte in Winkelgraden gemessen nicht nach allen Richtungen gleich groß und beträgt nach oben etwa 45, nach außen 90, nach unten und innen 55 Grad, Aubert, Handb. d. Augenheilk., 2, Leipzig 1876, 591. Es muß also auf der nasalen Seite die lichtempfindliche Schicht des Auges weiter nach vorn reichen als auf der Schläfenseite, was sich anatomisch bestätigt. Während für ein Auge die größte Breite des Gesichtsfeldes etwa 145 Grad beträgt, ergänzen sich die Gesichtsfelder der beiden unbewegten Augen zu etwa 180 Grad. Eine weitere Vergrößerung (bis 260 Grad in horizontaler, bis 200 Grad in vertikaler Richtung) erfährt das sichtbare Feld infolge der Augenbewegungen; man bezeichnet es als Blickfeld.

Das örtliche Unterscheidungsvermögen oder die Sehschärfe ist innerhalb des Gesichtsfeldes eine sehr ungleiche, am schärfsten in der Gegend des Fixationspunktes, gegen die Peripherie stark abnehmend. In der Gegend des Fixationspunktes werden von normalen Augen 2 leuchtende Punkte noch unterschieden, wenn ihre Sehstrahlen einen Winkel von 60 Sekunden einschließen.

Zur praktischen Prüfung der Sehschärfe werden Buchstaben oder ihnen ähnliche Zeichen von gleicher Breite wie Höhe benützt. Die Striche, aus denen sie bestehen, sind überall gleich stark und haben $^1/_5$ der Höhe bezw. Breite der Buchstaben. Man bestimmt die Entfernung, aus der die Zeichen, eventuell unter Korrektur der Refraktion, bei gutem Licht, gelesen werden können und setzt unter sie als Nenner des Bruches die Entfernung, aus der die Zeichen unter einem Sehwinkel von 5 Minuten erscheinen. Wesentlich schärfer, bis zu Gesichtswinkeln von 10 Sekunden herab, ist die Unterscheidung für die Noniusartige Verschiebung zweier Linien, E. Hering, Leipziger Ber., 4. Dez. 1899.

Zur richtigen Lokalisierung des Gesehenen bedarf es neben der Unterscheidung benachbarter Eindrücke noch einer Orientierung derselben in bezug auf den Raum. Diese wird dadurch erreicht, daß bei aufrechter

Haltung des Körpers und Kopfes die Augen für jede Lage der Gesichtslinie in bestimmter Weise orientiert sind. Man kann sich hiervon am einfachsten überzeugen, wenn man sich das Nachbild einer leuchtenden Linie erzeugt, hierauf die Augen im Blickfelde beliebig herumführt, und schließlich in den Fixationspunkt zurückkehrt. Es fällt dann das Nachbild wieder genau in die leuchtende Linie hinein, woraus folgt, daß für diese Lage der Gesichtslinien die Orientierung der Netzhäute eine unveränderliche ist. Die Stellung der Augen im Kopfe ist indessen nur solange eine fest bestimmte, als die aufrechte Haltung beibehalten wird. Wird der Kopf nach irgend einer Richtung gesenkt, so ändert sich die Lage der Augen in ihm, gemäß den oben erwähnten, durch das Labyrinth hervorgerufenen kompensatorischen Bewegungen. Hierbei bleibt wenigstens innerhalb gewisser enger Grenzen der Kopfneigung die Orientierung der Augen in bezug auf die Vertikale konstant.

Beschränkt man sich auf die aufrechte Haltung des Kopfes, so gilt die zwangsmäßige Orientierung der Netzhäute zu ihm nicht nur für eine, sondern für alle Lagen der Gesichtslinien, wie man sich leicht durch Nachbilder überzeugen kann. Es liegt darin eine Beschränkung der Freiheit der Augenbewegungen, die gemäß den Eigenschaften eines Kugelgelenkes vom dritten Grade sein könnte, tatsächlich aber nur eine solche zweiten Grades ist. Geht man von einer bestimmten Augenstellung, z. B. von der sogleich zu definierenden Primärstellung aus, so ist durch Angabe der Erhebung und Seitenwendung für die augenblickliche Lage der Gesichtslinie auch die Orientierung der Netzhäute eindeutig bestimmt, während dieselben bei voller Bewegungsfreiheit noch Rollungen um die Gesichtslinien ausführen könnten. Durch welchen nervösen Mechanismus (in den vorderen Vierhügeln?) die Beschränkung stattfindet, ist unbekannt.

Die Orientierung der Augen für beliebige Lagen der Gesichtslinien läßt sich nach einer einfachen von Listing aufgestellten Regel ableiten, wenn von einer bestimmten Stellung, der Primärstellung der Gesichtslinien ausgegangen wird. Blickt man bei aufrechter Haltung gerade vor sich in die Ferne, so sind die beiden Gesichtslinien parallel, horizontal und sagittal gerichtet. Eine hindurchgelegte Ebene heißt die Visirebene, sie trifft die Netzhäute in den horizontalen Netzhautmeridianen. Wird aus dieser Primärstellung in eine beliebige andere derart übergegangen, daß die Augen gedreht werden um Achsen, die in den Drehungspunkten auf der alten und neuen Lage der Gesichtslinie senkrecht stehen, so besitzen die Augen die zu der neuen Stellung gehörige Orientierung (Helmholtz, Ph. O. 618).

Die Augenmuskeln. Jedes Auge wird von 6 Muskeln bewegt, die annähernd drei Paare von Antagonisten bilden. Jedes Paar hat eine gemeinschaftliche Drehungsachse und die drei Achsen haben in bezug auf

die Primärstellung des Auges folgende Lagen (Fig. 59): Die Achse des inneren und äußeren geraden Muskels steht im Drehungspunkte vertikal und senkrecht zur Gesichtslinie; die beiden Muskeln können also reine

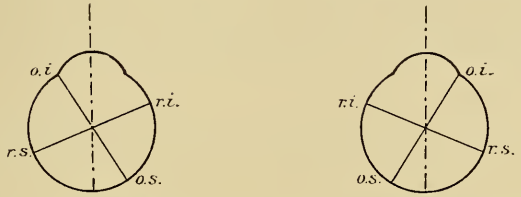


Fig. 59. Lage der Drehungsachsen für die beiden schiefen und zwei gerade Augenmuskeln bei Primärstellung der Augen. oi Obliquus inferior, os Obliquus superior, ri Rectus internus, rs Rectus superior.

Seitenwendungen herbeiführen. Die Achse des oberen und unteren geraden Muskels und ebenso die Achse der beiden schiefen Muskeln liegen im Horizontalschnitt des Auges. Mit der Gesichtslinie bildet erstere einen

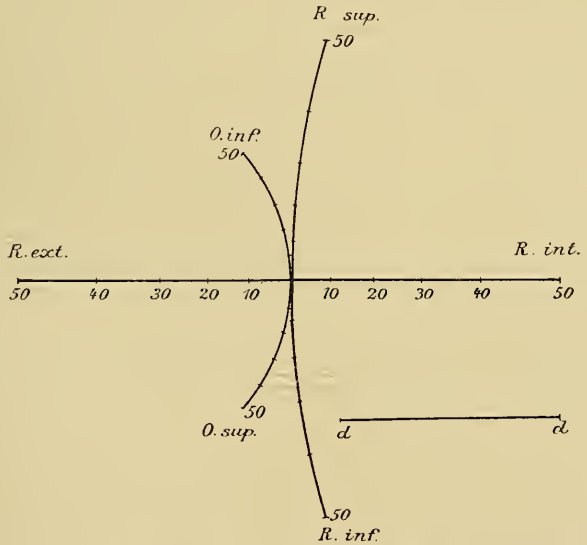


Fig. 60. Darstellung der Bahnen, die der Fixationspunkt des linken Auges durchmißt, wenn es um die in Fig. 59 dargestellten Achsen gedreht wird. Die Ebene, auf der die Bahnen projiziert gedacht sind, ist um die Länge dd vom Drehungspunkt entfernt.

nach vorn und innen offenen Winkel von 70 Grad, die andere einen nach vorn und außen offenen Winkel von beinahe 40 Grad Die Bahnen, die der Fixationspunkt auf einer zur Gesichtslinie senkrechten und um die

Strecke dd vom Drehpunkt entfernten Ebene beschreibt, wenn das Auge durch Drehung um eine der 3 Achsen aus der Primärstellung herausgeführt wird, sind in Fig. 60 (S. 375) für das linke Auge dargestellt, Hering, Handb. der P. **3**, I, 515. Man sieht, daß der R. superior die Gesichtslinie nicht nur hebt, sondern auch nach innen dreht. Um eine reine Erhebung zu erzielen, bedarf es der Mitwirkung des Obliquus inferior.

Einfachsehen und Doppeltsehen. Es ist eine bemerkenswerte Tatsache, daß die betrachteten Gegenstände einfach erscheinen, obgleich mit 2 Augen gesehen wird. Unvermeidlich ist die Vereinigung der beiden Netzhautbilder nicht, denn durch Verschiebung eines Auges entstehen sofort Doppelbilder. Die zu vereinigenden Bilder müssen also eine bestimmte Lage auf den beiden Netzhäuten einnehmen. Es gibt im allgemeinen zu jedem Punkte einer Netzhaut einen zweiten in der anderen, der gleichen Raumwert hat. Solche Punktpaare heißen Deckpunkte oder identische Punkte. Ein Paar solcher Deckpunkte sind die Mittelpunkte der Netzhäute. Legt man durch die Mittelpunkte die früher definierten horizontalen und, darauf senkrecht stehend, die vertikalen Meridiane, so können diese für eine schematische Betrachtung als Decklinien und alle in ihnen liegenden Punkte als Deckpunkte betrachtet werden, sofern sie gleichen Abstand von der Mitte haben. Die durch diese Teilung entstehenden Netzhautquadranten sind wechselseitig Deckflächen und die in ihnen liegenden Punkte Deckpunkte, sofern sie gleich und gleichgerichtete Abstände von den horizontalen und vertikalen Meridianen haben.

Diese schematische Darstellung bedarf allerdings einer Korrektur, weil die Erfahrung lehrt, daß vertikal und einfach gesehene Linien nicht auf den oben errichteten vertikalen Meridianen abgebildet werden, sondern auf Meridianen, die mit ihrem oberen Ende um etwa 1 Grad schläfenwärts geneigt sind. (Helmholtz, Ph. O. 687 und 850.)

Ist die Lage der Deckpunkte durch ein geeignetes Versuchsverfahren festgestellt, so läßt sich für jede Augenstellung der Horopter, d. h. die Gesamtheit der Orte im Raum angeben, die auf Deckpunkten zur Abbildung kommen. Wären die beiden Netzhäute Deckflächen im Sinne von Kongruenz, so würde für die Primärstellung der Augen der Horopter durch das ganze in der Ferne liegende Gesichtsfeld repräsentiert sein. Berücksichtigt man, daß die scheinbar vertikalen Meridiane nach unten konvergieren, so wird der Horopter eine in der Höhe des Fußbodens liegende horizontale Ebene. Für die symmetrische Konvergenzstellung bei horizontaler Visirebene besteht der Horopter aus einem in dieser Ebene liegenden Kreis, der durch die beiden Knotenpunkte und den Fixationspunkt geht und aus einer durch den Fixationspunkt gehenden Vertikalen. Helmholtz, Ph. O. 860, Hering, Handb. **3**, I.

Stellt man den Augenbewegungen die Aufgabe, daß möglichst viele

Punkte der betrachteten Gegenstände, vor allem die in der Netzhautmitte sich abbildenden Teile einfach gesehen werden sollen, so wird dieselbe durch Parallelbewegungen bezw. symmetrische Konvergenzbewegungen der beiden Gesichtslinien unter steter Wahrung der Fixation am besten erfüllt sein. In der Tat zeigt die Erfahrung, daß der Bewegungsapparat der beiden Augen in dieser Weise koordiniert ist. Die Koordination ist eine so feste, daß sie bei Bedeckung eines Auges, bei Schielenden und selbst bei Blinden fortbesteht. Hering hat nachgewiesen, daß Fixationen, die mit einem ungleichen Ausmaß von Bewegung für die beiden Augen verknüpft sind, doch auf beiderseits gleiche Innervationen zurückgeführt werden können. Lehre vom binocul. Sehen, Leipzig 1868; Handb. 3, I, 519. Mit der Konvergenz der Gesichtslinien ist ferner Akkomodation und Pupillenverengerung koordiniert.

Objekte, die nicht auf Deckstellen der Netzhäute abgebildet werden, erscheinen doppelt, und zwar sind die Doppelbilder aller vor dem Fixationspunkte gelegenen Objekte gekreuzt, der dahinter gelegenen gleichseitig. Unter gewöhnlichen Umständen treten die Doppelbilder nicht soweit über die Schwelle des Bewußtseins, wie die einfach gesehenen, was durch die mangelnde Akkomodation und Fixation zum größten Teil erklärt sein dürfte. Trotzdem spielen sie eine Rolle bei dem Sehakt und unterstützen die Vorstellung von den Tiefendimensionen der gesehenen Gegenstände, wie das stereoskopische Sehen bei Momentanbeleuchtung zeigt.

Es muß übrigens bemerkt werden, daß die erwähnten Koordinationen, wie sie auf sensorischem Gebiete in dem System der Deckpunkte, auf muskulärem Gebiete in der Verknüpfung der Bewegung beider Augen zutage treten, nicht so fest sind, daß sie nicht durch übergeordnete Einflüsse durchbrochen werden könnten. So kann z. B. die ablenkende Wirkung von Prismen durch abnorme, der Willkür nicht unterworfene Augenstellungen, korrigiert, F. B. Hofmann und Bielschowsky, A. g. P. 80, 1900, 1, auf nicht identischen Stellen abgebildete Objekte einfach gesehen, aber auch Deckpunkte in Doppelbilder getrennt werden, Helmholtz, Ph. O. 877, ff.

Für die Erkennung der Tiefendimensionen bilden neben der bereits erwähnten Verschiedenheit der Netzhautbilder die Akkomodation und Konvergenz der Augen die wichtigsten Grundlagen. Sie versagen jedoch beim Sehen in die Ferne. Hier wird das Urteil bestimmt durch die Perspektive, d. h. den Sehwinkel, unter dem Gegenstände bekannter Größe erscheinen, durch den Schattenwurf, den Luftton und andere Hilfsmittel, deren sich die Malerei bedient. Ein noch besseres Kennzeichen liefert die scheinbare Verschiebung, welche ferne Gegenstände bei Bewegungen des eigenen Körpers erleiden.

Namen- und Sachregister.

A.

Abderhalden, Blut 38.
Abel, Nebenniere 179.
— Karbaminsäure 184.
Abiurete Verdauungsprodukte 175.
Abscheidungen 132.
Absonderungsdruck der Galle 154.
— des Speichels 139.
Absorptionskoëffizienten 105.
Abstände der brechenden Medien 361.
Achse, optische 355.
von Ackeren, Vakuolen in Blutkörperchen 22.
Adaption des Auges 371.
Ätherschwefelsäuren 185.
Agglutination im Serum 41.
Akkommodation 362.
Akkommodationslinse 364.
Aktionsstrom 272.
Aldehoff, Muskelglykogen 172.
Albumosen der Magenverdauung 147.
— der pankreatischen Verdauung 160.
Alexine des Serums 41.
Alrutz, Temperaturempfindung 310, 312.
Ament, Unterschiedsschwelle 319.
Amylopsin des Bauchspeichels 159.
Anderson, Beckennerven 192.
Andersson, Nebenniere 179.
Anode 266.
v. Anrep, Gefäßnerven 96.
Antifermente 146, 161.
Antipepsin 146.
Antiperistaltik des Darms 166.
Antitrypsin 161.
Apnoë 123.
Appetitsaft 144.
Araki, Milchsäure 241.
Arbeit des Herzens 55.
— des Muskels 225, 230, 231.
— der Niere 188.
Arbeitsmaße 3.
Arbeitssammler 225.
Aronsohn, Riechen 335.
Aronsohn, Wärmestich 214.
Asher, Lymphbildung 100.
Assimilation 167, 176.
— Energieverbrauch bei derselben 177.
Asthenie 296.
Atembewegung 118.
Atemnerven 121.
Atemstillstand, reflektorischer 124.
Atmung 103.
— Gewebsatmung 114.
— Lungenatmung 114.
Atmungszentrum 121, 293.
Atonie 296.
Atwater, Wärmeproduktion 7.
Ataxie 296, 336.
Aubert, Gesichtsfeld 373.
Auge, reduziertes 361.
Augenbewegungen 374.
Augenmuskeln 374.
Augenspiegel 365.
Augmentoren des Herzens 90.
Ausscheidungen 194.
Automatie des Herzens 72.
Auxotonische Zuckung 226, 230.
Axiome, psychophysische 305.

B.

Babuchin, elektrische Fische 274.
Baginsky, A., Gärungen im Darm 163.
— B., Schnecke 349.
Bahnen, kortikofugale 300.
— kortikopetale 302.
Bahnung 285, 301.
Bainbridge, Lymphbildung 100.
Baktericide Wirkung des Serums 41.
Barbera, Lymphbildung 100.
Bauchspeichel 157.
Bauer, Resorption des Eiweißes 175.
Bathmotrope Wirkung der Herznerven 89.
Bayliss, Darmbewegung 165.
— Gefäßnerven 95, 96.
— Magenbewegungen 151.
— Sekretion des Pankreas 159.

Bayliss, Tonus der Gefäßmuskeln 91.
Bayon, Leukocyten 47.
Beck, Reibung des Blutes 77, 87.
Beevor, Rindenreizung 299, 300.
Belegzellen der Magendrüsen 147.
Bell, Ch., Nervenwurzeln 277.
— Sensomobilität 292.
van Beneden, Wärmeregulation 214.
Bernard, Cl., Anatomie des Pankreas 158.
— Ataxie 336.
— Gefäßnerven 91, 95.
— Glykogen 172.
— Piqûre 190.
— Zuckerstich 294.
Bernstein, Latenzzeit des Muskels 224.
Berthelot, Verbrennungswärme 12.
Berührungsempfindung 315.
Beschleunigungsempfindungen 337.
Bethe, Nervendegeneration 276.
— Nervendurchschneidung 252.
— Spinalganglion 279.
Bewegungsempfindungen 335 ff.
Bewußtsein 302.
Bidder, Harnabsonderung 189.
— Speichelmenge 139.
Biedermann, Isolation der Erregung 257,
— Krebsschere 275.
— erregende Lösung 260.
— Reflexe 281, 285.
— Reizwirkung des konstanten Stroms 265.
— spontane Zuckungen der Skelettmuskeln 72.
Biedl, Gefäßnerven 96.
Bielschowsky, Augenbewegungen 377.
Bierfreund, Totenstarre 240.
Bilanz des Stoffwechsels 195.
Bilder, optische 356.
Bilirubin 32, 155.
Biliverdin 155.
Bischoff, Stickstoffgleichgewicht 204.
— Wassergehalt des Körpers 97.
Bizzozero, Blutplättchen 36.
Bleibtreu, Volum der Blutkörperchen 35.
Blendungsgefühl 368.
Blickfeld 373.
Blinzelreflex 289.
Blix, Indikator 219.
— Temperaturempfindungen 309, 311.
Blut 18.
— innere Reibung desselben 77, 87.
— innerer Stoffwechsel 115.
— lackfarbenes 25.
Blutdruckmessung 52.
Blutfarbstoff 28–32.
— Sauerstoffbindung desselben 30, 109.
Blutflüssigkeit 39.
Blutgase 106.
Blutgefäße, Verästelung derselben 78.
Blutkörperchen, Form der roten 22.
Blutkörperchen, Form der weißen 26.
— Volum 35, 45.
— Zahl der roten 36.
— Zahl der weißen 37.
Blutkristalle 28—32.
Blutkuchen 19.
Blutmenge 48.
Blutplättchen 26.
— Zahl derselben 38.
Böhm, Curarin 260.
— Muskelglykogen 172, 241.
— Veratrinmuskel 236.
Bogengänge 339.
Bohr, Bindung des Stickstoffs 108.
— Hämataërometer 114.
— Karbohämoglobin 112.
— Ort der Verbrennungen 115.
— spezifischer Sauerstoffgehalt 109, 114, 129, 130.
— Stoffwechsel des Embryo 177.
— Tetanus 235.
du Bois-Reymond, E., Demarkationsstrom 272.
— Unpolarisierbare Elektroden 262.
— R., Erregungsleitung 254, 255.
Boll, Stäbchen der Netzhaut 372.
Bonnet, Nerven der Haare 324.
Boruttau, Vagusreizung 124.
Bowditch, Gefäßnerven 95, 276.
— Herzmuskel 57.
— Kniereflex 288.
Bowmann, Harnabscheidung 187.
Braune, W., Schwerpunkt 219.
— Trägheitsmoment 230.
Brechkraft einer Linse 357.
Brechungsindices 359.
Brennpunkt 354.
— weite 355.
Breuer, Lungenvagus 124.
— Otolithen 341.
— Raddrehungen der Augen 338.
Brieger, Gärung im Darm 163.
Broca, Sprachstörungen 298.
Brodie, B., Wärmeregulation 210.
— T. G., Blutplättchen 38.
— Muskeldehnung 219.
Bronchialmuskeln 131.
Brücke, Fällung der Enzyme 143.
— Farben trüber Medien 19.
Brückner, Raumschwellen 321.
Bruststimme 351.
Bürker, Absonderungsdruck der Galle 154.
Buchanan, Fibrinferment 46.
Buchner, H., baktericides Serum 40.
— globulicides Serum 42.
Bunge, Asche des Muskels 242.
— Harn 182.
— Hippursäure 185.
— Milchnahrung 209.

Burch, Nervenleitung 273.
van der Burgh, negativer Druck 120.
Burdon-Sanderson, Elektrokardiogramm des Frosches 66.
Burian, Harnsäure 185.
Burton-Opitz, Reibung des Blutes 87.

C.

Cajal, Vierhügel 297.
Cannon, Darmbewegungen 165, 166.
— Magenbewegungen 151.
— Schlucken 135.
Chemotaxis 27.
Chittenden, Speichelwirkung 141.
Cholesterin der Zellen 25.
— der Galle 156.
Chronotrope Wirkung 89.
Chylus 99, 167.
Chymosin 150.
Clark, G. P., Druckempfindung 317.
Clopatt, Muskelzuckung 227.
Coats, Vaguswirkung 89.
Cohnheim, J., Nervenenden 325.
— Reservekraft 233.
— O., Eiweißverdauung im Darm 163.
— Resorption 174, 175.
Corin, Wärmeregulation 214.
Cortisches Organ 348.
Crawford, Wärmeregulation 210.
Cremer, Glykogen aus Eiweiß 205.
Curarin 260.
Cybulski, Gefäßnerven 96.

D.

Danilewsky, A., Wärmeentwicklung im Muskel 247.
Darmbewegungen 165.
Darminhalt 163, 164.
Darmkrypten 162.
Darmsaft 162.
Darmverdauung 153, 162.
Darmzotten 167.
Dastre, Diurese 190.
— Gefäßnerven 95.
Deckpunkte der Netzhäute 376.
Dehnbarkeit der Muskeln 219.
Dehnungsarbeit 220.
Delirium cordis 75.
Demarkationsstrom 271.
Depressor 94, 294.
Diabetes 179, 190.
Diastole des Herzens 63.
Dichte des Stroms 264.
Differenzton 349.
Diffusion im Darm 170.
Dilatoren 95.
Dioptrie 357.
Disse, Schmeckbecher 329.
Dissoziation des Karbohämoglobins 112.
— des kohlensauren Natrons 112.
— des Oxyhämoglobins 110.
Dittmar, Gefäßzentrum 92, 294.
Diurese 190.
Dogiel, Nervenenden 325.
Donders, negativer Druck 120.
— reduziertes Auge 362.
Dohmen, Dyspnoë 123.
Doppelbilder 377.
Doppelbrechung des Muskels 250.
Doppelsinnige Leitung 256.
Doppeltsehen 376.
Drechsel, Karbaminsäure 184.
Drehungsmoment einer Kraft 218.
Dreser, Arbeit der Niere 188.
Dromotrope Wirkung 89.
Druckempfindung 314.
Druckpunkte 315, 316, 320.
Druck, negativer, im Brustraum 120.
Druck, osmotischer 24.

E.

Eberth, Blutplättchen 26.
Eckhard, Gefäßnerven 95.
— Zuckerstich 190.
— Speichelnerven 137.
Edkins 146.
Ehrsam, Geschmack 330.
Einfachsehen 376.
Einspeicheln 134.
Einthoven, Akkommodation 363.
— Bronchialmuskeln 131.
— Elektrokardiogramm 67.
— Entleerungszeit der Herzkammer 65.
— Herztöne 64.
— Kapillarelektrometer 68.
v. Eiselsberg, Totenstarre 240.
Eiweiß, Konstitution 161.
— Resorption 175.
Eiweißkörper 11.
— des Muskels 239.
Eiweißminimum 208.
Eiweißnahrung 203.
Eiweißspaltung im Darm 160.
— im Magen 147.
Eiweißsynthese 207.
Elastische Nachwirkung 217.
Elastizität der Muskeln 216.
Elektrische Organe 274.
Elektrode, differente 270.
— indifferente 270.
Elektroden, unpolarisierbare 262.
Elektrotonus 269.
Ellenberger, Eiweißverdauung im Magen 163.
Enderlen, Peristaltik des Darms 166.
Energie der Schallreize 350.
—, Erhaltung der — 3.

Energieumsatz im Muskel 245.
Energieverbrauch im Hunger 199.
— bei der Assimilation 177.
— bei der Hydrolyse 177.
Engelmann, Chemotaxis 28.
— Elektrische Fische 274.
— Herznerven 89.
— irreziproke Leitung 74.
— Leitungsgeschwindigkeit 254, 275.
— refraktärer Zustand 57, 255.
— Reizleitung im Herzen 73.
— Reizwirkung des konstanten Stroms 265.
— Selbsterregung 293.
— Struktur des Muskels 250.
— Ureter 191, 255.
Enzyme, Eigenschaften 142.
— des Pankreas 159.
— des Speichels 140.
Epinephrin 179.
Erepsin 175.
Erholung des Muskels 237.
Ermüdung des Muskels 236.
Ernährung 193 ff.
Erregung der Netzhaut 366.
— elektrische 261.
Erregungsströme an Muskeln und Nerven 272.
Erregungswelle im Herzen 62.
Erregungszustand des Muskels 222.
Erythrocyten 22.
Eupnoë 123.
Ewald, C. A., Gasspannungen der Gewebe 114.
— J. R., Bogengänge 339.
— Labyrinth 296.
— Muskelvolum 250.
Exner, Bahnung 285, 301.
— Erweiternde Muskeln 192.
— Gehirnprozesse 304.
— Geräusche 350.
— Inhomogene brechende Medien 360.
— Netzhauterregung 371.
— Reflexe 287.
— Reflexzeit 281.
— Regio olfactoria 334.
— Sensomobilität 292.
— Spinalganglion 279.
Exspiration 118.

F.

Farbenempfindungen 368.
Farbensättigung 370.
Farbentafel 369, 370.
Faserstoff 20.
Fechner, psychophysische Maßformel 319.
Feder, Stickstoffausscheidung 181.
Fettansatz 169.
Fettbildung aus Kohlehydraten 203.
— aus Eiweiß 204.
Fette 10.
Fettresorption 167.
Fettspaltung im Magen 150.
Fernpunkt des Auges 364.
Fibrin 20.
Fibrinferment 46.
Fibrinogen 45.
Fick, A., Arbeitssammler 225.
— Erregungsleitung 254.
— Muskeldehnung 220.
— Muskelkraft 231.
— Muskelspannung 227.
— Muskelzuckungen 226.
— Thermoelektrische Methode 245.
— Trommelfell 345.
— Veratrinmuskel 236.
— Wärmeentwicklung im Muskel 247.
— R., Interkostalmuskeln 119.
Filehne, Sensomobilität 292.
Filtration im Darm 169.
Fischer, E., Geruch 333, 334.
— Zerlegung des Eiweißes 161.
— O., Schwerpunkt 219.
— Trägheitsmoment 230.
— Rob., Wassergehalt der Leber 172.
Fistelstimme 351.
Fixationspunkt 372.
Fixationsreflex 289.
Flechsig, Hirnrinde 302.
— Pyramidenbahn 300.
Fleck, blinder, des Auges 367, 372.
Fleischeiweiß 203.
v. Fleischl, M., Hämometer 34.
Fletscher, Gaswechsel des Muskels 243.
Flimmerbewegung 131.
Flügge, baktericides Serum 40.
v. Fodor, baktericides Serum 40.
Fontana, Druckpunkte 320.
Formanten der Vokale 352.
Forster, Salzarme Nahrung 208.
Fränkel, S., Histidin 161.
Frank, O., Fettresorption 169.
— Fettspaltung im Darm 163.
— Herzindikator 72.
— Theorie der Manometer 69.
Fredericq, Dyspnoë 123.
— Wärmeregulation 214.
Frey, H., Blutkristalle 28.
v. Frey, Druckempfindung 315, 316, 317, 320, 321.
— Gallenstauung 154.
— Gefäßnerven 96.
— Klappenschluß 60.
— Muskelzuckung 234, 237.
— Schließungstetanus 263.
— Schmerznerven 325.
— Stoffwechsel des Blutes 116.
— Stoffwechsel des Muskels 244, 245.

v. Frey, Temperaturempfindung 311.
— Trägheitsmoment 227.
Friedenthal, Vaguslähmung 292.
Friedländer, Resorption des Eiweiß 175.
Friedrich, Leukocytose 38.
Fritsch, Rindenreizung 299.
Fuchs, S., Erregungsleitung 254.
— Netzhautströme 368.
v. Fürth, Muskeleiweiß 239.
Fuld, Serumglobulin 40.

G.

Gad, Atmungszentrum 122, 293.
— Latenzzeit des Muskels 224.
— Spinalganglion 279.
— Vaguslähmung 124.
Gärtner, Hämatokrit 36.
— Volum der Blutkörperchen 36.
Gärungen im Darm 163.
Galle 154.
— kristallisierte 156.
— Lösungsvermögen für Fettsäuren 157.
Gallensäuren 156.
Gallenstauung 154.
Gallensteine 156.
Gamgee, kolloides Hämoglobin 34.
Garten, Darmerregung 264.
— Elektrische Fische 274.
Gasanalyse 108.
Gase des Blutes 106.
Gaskell, Augmentoren 90.
— Herzblock 75.
— Tonus der Gefäßmuskeln 91.
— Zuckungsreihen 237.
Gaspumpe 107.
Gasspannungen der Gewebe 114.
Gaswechsel, Messung desselben 116, 124.
Gauss, Dioptrik 359.
Gefäßerweiternde Nerven 95.
Gefäßnerven 91.
Gefäßreflexe 94.
Gefäßverengerer 92.
Gefäßzentrum 92, 294.
Gehörsempfindungen 342.
Gehörknöchel 346.
Gehörsteine 340.
Gelbsucht 154, 155.
van Genderen Stort, Netzhautzapfen 368.
Geppert, Atmungsreize 123.
Geräusche 342, 350.
Gerinnung des Blutes 19, 46.
— der Milch 150.
Gerota, Harnblase 192.
Geruchsempfindungen 330.
— Organ derselben 333.
Geruchsmesser 334.
Geschmacksempfindungen 326.
— Organe derselben 328.
Geschmacksknospen 328.
Gesichtsempfindungen 354.
Gesichtsfeld 372.
Gesichtslinie 372.
Gewebsatmung 114.
Gewebsspannung 101.
Gierke, Atmungszentrum 293.
Globin 33.
Globulicide Wirkung des Serums 41.
Glykocholsäure 156.
Glykogen der Leber 172.
— des Muskels 241.
Glykoproteïde 139.
Goldscheider, Bewegungsempfindung 337.
— Temperaturempfindung 311.
Golgi, Nervenenden 324.
— Sehnenspindeln 337.
Goll, Harnabsonderung 189.
Goltz, Blinzelreflexe 289.
— Gefäßnerven 93, 95.
— Gefäßzentren 93, 294.
— Großhirn 295, 298.
— Harnentleerung 192.
— Schweißabsonderung 213.
Gotch, Erregbarkeit gekühlter Nerven 263.
— Leitungsgeschwindigkeit der Nerven 273.
— Rindenreizung 300.
Graßmann, Farbentafel 370.
Gréhant, Kohlenoxyd 111.
Großhirn 297.
Groves, Erregbarkeit der Nerven 276.
Gruber, M., reichliche Eiweißzufuhr 204.
— Kohlenoxyd 111.
— Stickstoffgleichgewicht 204.
Grützner, Antiperistaltik 166.
— Erregbarkeit der Nerven 276.
— Öffnungserregung 267.
Gürber, Alkaleszenz des Blutes 44.
— vakuolisierte Blutkörperchen 22.
— Blutkristalle 28.
— Dialyse des Serums 44.
— Gaswechsel 125, 129.
— globulicide Wirkung 41.
— gebundene Salzsäure 148.
— Kristalle des Serumalbumin 39.
— Trypsinverdauung 160.

H.

Habermann, Schnecke 349.
Hällstén, Muskelzuckung 227.
Hahn, M., Karbaminsäure 184.
Hahn, R., Geschmack 329.
Haldane, Gaswechsel 124.
Hales, Blutdruck 52.
Halliburton, Serumeiweiß 39.
— Muskeleiweiß 241.
Hämataërometer 114.
Hämatin 32.

Hämatokrit 36.
Hämatoporphyrin 32.
Hämoglobin 28.
— Bindung des Kohlenoxyds 110.
— Bindung der Kohlensäure 112.
— Bindung des Sauerstoffs 109.
— Gehalt des Blutes an — 34.
Hämometer 34.
Hambergers Rippenschema 120.
Hammarsten, Labgerinnung 150.
Hammerbacher, Speichel 140.
Hansen, Körperfett 169.
Harley, Gallenstauung 154.
Harn 181.
— Absonderung 186.
— Bestandteile 182.
— Entleerung 190.
Harnblase 192.
Harnleiter 192.
Harnsäure 184.
Harnstoff 183.
Harteneck, Wärmeentwickelung im Muskel 249
Hasselbalch, Stoffwechsel d. Embryo 177.
Hauptebenen 355.
Hautempfindungen 308.
Hautnerven 324.
Hedin, Volum der Blutkörperchen 36.
Heffter, Milchsäure des Muskels 241, 245.
Heger, P., Depressorische Reflexe 94.
Heidenhain, M., Bau des Herzmuskels 58.
— R., Gallenmenge 154.
— Gefäßnerven 95.
— Harnabscheidung 187, 189.
— Lymphagoga 100.
— Magendrüsen 147.
— Magenfistel 146.
— Pankreasextrakte 159.
— Pankreasfistel 158.
— Resorption im Darm 170.
— Resorptionsdruck 171.
— Thermoelektr. Methode 245.
— Vaguswirkung 89.
— Wärmeentwickelung im Muskel 249.
Held, Gehörorgan 350.
— Vierhügel 297.
— Nervenzellen 280, 286.
Helligkeit des Lichtes 368.
Helmbrecht, Serumglobulin 40.
Helmholtz, Akkomodation 363.
— Augenspiegel 365.
— Brechung durch die Linse 359.
— Erregungsleitung 253.
— Farbenempfindung 369, 370.
— Farbentafel 370.
— Gehörknöchel 346.
— Gesichtslinie 372.
— Horopter 376.
— Klangfarbe 344.
— Korrespondenz der Netzhäute 377.
Helmholtz, Lokalisation 321.
— Modalität der Empfindungen 354.
— Nachbilder 371.
— Ophthalmometer 360.
— Orientierung der Netzhäute 374.
— Resonanz des Ohres 348.
— Schwebungen 349.
— Thermoelektr. Methode 245.
— Trommelfell 346.
— Vokale 352.
Hemmung des Herzens 89.
— der Reflexe 285, 301.
Henri, V., Raumwahrnehmung 319/20.
Henriquez, Einfluß des Vagus auf d. Gaswechsel 128.
— Körperfett 169.
— Ort der Verbrennungen 115.
Henrys Gesetz 105.
Henschen, Hirnrinde 302.
Hensen, V., Glykogen 172.
— Schallleitung 346.
— Schnecke 349.
— Trommelfell 345.
Hering, E., Atemstillstand 124.
— Augenbewegungen 377.
— Farbenempfindung 370.
— Horopter 376.
— Lichtinduktion 371.
— Lungenvagus 124.
— Reflex vom Trigeminus auf d. Herzvagus 89.
— Schließungstetanus 263.
— Sehschärfe 373.
— Temperaturempfindung 314.
Hering, H. E., Ataxie 296, 297, 336.
— Kortikofugale Bahnen 301.
— Extrasystolen 74.
— Kortikale Hemmung 301.
— Pulsbeschleunigung bei Muskeltätigkeit 90.
— Reflexe 282.
Hermann, L., Demarkationsstrom 272.
— Differenztöne 349.
— Erregungsleitung 254, 255.
— Klangfarbe 345.
— Kotbildung 164.
— Gasspannungen der Muskeln 114.
— Linsenschichtung 360.
— Trommelfell 345.
— Sprachlaute 353.
— Vokale 352.
— Zählzellen 350.
Herz 48.
— Entleerungszeit 65.
— Elektrokardiogramm 67.
— Reservekraft 87.
— Selbsterregung 72.
— Temperatureinfluß 88.
— Tonogramme 69.
— Verschlußzeiten 71.

Herzarbeit 55.
Herzdämpfung 61.
Herzindikator 72.
Herzganglien 72.
Herzmuskel, Bau 58.
— Eigenschaften 56.
Herznerven 72, 88.
Herzperiode 63.
Herzperistaltik 63.
Herzrevolution 63.
Herzrhythmus 74.
Herzstoß 61.
Herztöne 63.
Heß, C., Akkomodation 363.
— Nachbilder 371.
Hesse, F., systol. Form des Herzens 59.
Hexonbasen 161.
Hill, L., Blutverteilung 97.
— Gefäßzentra 93.
— Hirngefäße 92.
Hippursäure 185.
Hirnrinde 298.
Hirsch, Reibung des Blutes 77, 87.
His, W. jun., Harnsäure 185.
— Herzblock 75.
— Herznerven 73.
— W. sen., Geruchsorgan 333.
Hitzig, Rindenreizung 299.
Höber, salziger Geschmack 327.
Hönigschmied, Geschmack 329.
Hösel, Hirnrinde 302.
Hofmann, F. B., Augenbewegungen 377.
— Herznerven 73.
— Scheidewandnerven 89.
— Zuckungsreihen 237.
Hofmeister, Eiweißkörper des Serum 39.
— Magenverdauung 163.
— Resorption des Eiweiß 175.
Hooper, Erregbarkeit der Kehlkopfnerven 275.
Hoorweg, elektr. Erregung 266.
Hoppe-Seyler, Hydrolyse 142.
— Volum der Blutkörperchen 35.
Horopter 376.
Horsley, Rindenreizung 299, 300.
— Schilddrüse 179.
Hüfner, Gehalt des Blutes an Hämoglobin 34.
— Sauerstoffbindung des Blutes 110.
Hürthle, Cholesterinester im Blut 42.
— Reibung des Blutes 77, 87.
— Schilddrüse 179.
Hultgren, Nebenniere 179.
Hunger 197.
Hungergefühle 198.
Hustenreflex 290.
Hydrolyse 140, 176.
— Energieverlust bei ders. 177.
Hypermetropie 364.

I. J.

Jacob, Leukocytose 38.
Jaquet, Blutmenge im Gebirge 37.
— Oxyhämoglobin 32.
Identität von Netzhautpunkten 376.
Ikterus 154, 155.
Indifferenzstrecke der Temperaturempfindung 313.
Indikator von Blix 219.
— von O. Frank 72.
Inosit 241.
Inotrope Wirkung 89.
Inspiration 118.
Inspirationsmuskeln 119.
Interferenz der Zuckungen 235.
Intermittenzton 349.
Inversion des Rohrzuckers 150.
Johansson, Kohlensäurebildung 128.
— Minimum des Energieverbrauchs 206.
— Pulsbeschleunigung bei Muskeltätigkeit 90.
— Wärmeregulation 212.
Joseph, Spinalganglien 279.
Irreciproke Leitung 256.
Isodyname Werte 200.
Isolation der Erregung 256, 279.
Isometrische Zuckung 226, 230.
Isotonische Zuckung 226.
Jürgensen, Körpertemperatur 209.

K.

Kalk der Nahrung 209.
Kalorie 3.
Kaltfrösche 263, 281.
Kaltpunkt 309.
Kapillarelektrometer 65.
Karbaminsäure 184.
Karbohämoglobin 112.
Kardinalpunkte 359.
— des Auges 361.
Kardiogramm 61.
Kathode 206.
Katschkowsky, Vaguslähmung 124, 292.
Katz, Asche des Muskels 242.
Katzenstein, Kohlensäurebildung 128.
Kauder, Eiweißkörper des Serum 39.
Kauen 133.
Kayser, Nasenatmung 131.
Kehlkopf 351.
Kiesow, Druckempfindung 317.
— Druckpunkte 316, 320.
— Geschmack 329.
— salziger Geschmack 327.
— Schmerzempfindung 322, 323.
Kirchmann, Leimfütterung 207.
Kjeldahl, Stickstoffbestimmung 183, 193.
Klang 344.
Klangfarbe 344.

Klappen des Herzens 60.
Klappenschluß 60.
Kleinhirn 296.
Klemensiewicz, Magenfistel 146.
Kniereflex 288.
Knierim, Harnstoff 184.
Knotenpunkte 356.
Kocher, Schilddrüse 179.
Koeppe, Lymphdrüsen 102.
— Mikrocyten 38.
König, R., Differenztöne 349.
Körpertemperatur 209.
Koester, Depressor 94.
Kohlenhydrate 10.
Kohlenoxydhämoglobin 110.
Kohlensäure, Bindung im Blute 112.
Kohlenstoffgleichgewicht 204.
Kohlrausch, Tonhöhe 350.
Kollapsluft 117.
Komplementärfarben 369.
Komplementärluft 117.
Konjugation, optische 356.
Kontraktur des Muskels 236.
Konstanten, optische, des Auges 359.
Konstriktoren 92.
Kopfstimme 351.
Kopsch, Blutplättchen 26.
Korkunoff, Eiweißminimum 208.
Kossel, Harnsäure 184.
— Zerlegung des Eiweiß 161.
Kost, erhaltungsmäßige 200.
— reichliche 202.
Kostregeln 206.
Krause, Fed., Blendungsgefühl 368.
— Geschmacksnerven 329.
— Trigeminusophthalmie 291.
— W., Endkolben 324.
Kratschmer, Reflex vom Trigeminus auf den Herzvagus 89.
— Atemstillstand 124.
Krebsschere 275.
Krehl, Fettresorption 168.
— Herztöne 64.
— Klappenschluß 60.
— Körpertemperatur 8.
— Muskelbündel des Herzens 59.
— Reservekraft 233.
— Vaguslähmung 292.
Kreidl, Nystagmus 339.
— Otolithen 341.
— Raddrehungen 338.
Kreislaufschema 79.
v. Kries, Adaption des Auges 371.
— Bahnung und Hemmung 287.
— Gehirnprozesse 304.
— maximale Stromgeschwindigkeit 76.
— Muskelzuckung 234.
— psychophysische Axiome 305.
— Tachograph 84.
Kronecker, Herzmuskel 57.
Kronecker, Schlucken 136.
Krümmungsradien des Auges 360.
Krummacher, Stoffwechsel des Muskels 245.
Kühne, Eiweißverdauung 148.
— Enzyme 142.
— Isolation der Erregung 279.
— Muskelplasma 239.
— Sehrot 368.
— Stäbchen der Netzhaut 372.
Kufferath, Gallenstauung 154.
Külpe, Reaktionszeiten 282.
— Unterschiedsschwelle 319.
Külz, Muskelglykogen 241.
Kunkel, Geschmack 330.
Kurzsichtigkeit 364.
Kutscher, Darmsaft 162.
— Eiweißverdauung im Darm 163.
— Resorption des Eiweiß 175.
— Trypsinverdauung 160, 161.

L.

Lab 150.
Labyrinth 339, 348.
Lageempfindungen 335.
Laktase des Pankreas 159.
Landerer, Gewebsspannung 101.
Langley, Beckennerven 192.
— Gefäßnerven 92.
— Pepsinogen 146.
— Schweißabsonderung 213.
— Speicheldrüsen 137.
— Speichelnerven 138.
Langstein, Kohlehydratgruppen im Eiweiß 204.
— Pepsinwirkung 148.
Latenzzeit des Muskels 224.
Lavoisier, Gaswechsel 126, 244.
— Wärmeregulation 210.
Lebedeff, Ansatz fremden Fettes 169.
Leber, Th., Chemotaxis und Entzündung 28.
Leberglykogen 172.
Lecithin der Zellen 25.
— der Galle 156.
Lehmann, K. B., Fettbildung 203.
— K. G., Blutkristalle 28.
Leimfütterung 207.
Leistung, spezif., der Sinnesnerven 308.
Leitung der Erregung, doppelsinnige 253.
— irreziproke 256.
— reziproke 256.
Leitungsgeschwindigkeit 253—255, 273, 275.
Leitungszeit der Reflexe 280.
Lenander, Schmerzempfindung 322.
v. Leonowa, Hirnrinde 302.
Leukocyten, Bewegungen derselben 27.
— Formen derselben 37.

Leukocyten, Zahl derselben 37.
Levy, B., Herzarbeit 55.
Lichtinduktion 371.
Lichtstrahlen 354.
Likiernik, Harnstoff 184.
Linse des Auges 359.
Linsenbilder 354 ff.
Lipoïde der Zellen 258.
Listingsches Gesetz 374.
Locke, Ernährung des Herzens 74.
Loeb, J., Bewegungsempfindungen 337.
— Otolithen 341.
— rhythmische Zuckungen 260.
Löwi, O., Eiweißsynthese 207.
— Resorption des Eiweiß 175.
— A., Gaswechsel 130.
— Messung des Gaswechsels 116.
— Sauerstoffbindung des Blutes 110.
— Schädlicher Raum der Lunge 118.
— Wärmeregulation 212.
Lokalisation der Gesichtsreize 372.
— der Tastempfindungen 319—321.
Lombard, Knie-Reflexe 288.
— Reflexzeit 281.
Lorrain-Smith, spez. Sauerstoffgehalt 130.
Loye, Diurese 190.
Luchsinger, Reflexe 286.
— Schweißabsonderung 213.
Luciani, Hungern 199.
— Kleinhirn 296.
Ludwig, C., Absonderungsdruck des Speichels 139.
— Druckgefälle in ungleich weiten Röhren 78.
— Gefäßzentrum 294.
— Harnabscheidung 187.
— Muskelbündel des Herzens 59.
— Quecksilbermanometer 52.
— Speichelnerven 137.
— Stromuhr 54.
Lüscher, Schlucken 136.
Lungenatmung 114.
Lungenluft 116.
— Schädlicher Raum 118.
Lymphe 97—102.
Lymphfistel 98, 99.
Lymphgefäße der Lunge 131.

M.

Maar, Einfluß des Vagus auf den Gaswechsel 128.
Mac Callum, J. B., Bündel des Herzmuskels 59.
Macdonald, gekühlter Nerv 263.
Mach, psychophysische Axiome 305.
— Bewegungsempfindungen 337, 339/40.
Mac William, Delirium cordis 75.
— Tonus der glatten Muskeln 91, 192, 212.
Magen, Druck im — 151.
— fäulniswidrige Wirkung 152.
— Fundus 146, 150.
— Pylorus 146, 150.
Magenbewegungen 151.
Magenfistel 144.
Magensaft aus dem Fundus 146, 150.
— aus dem Pylorus 146, 150.
— künstlicher 146.
— natürlicher 143
Magenverdauung 143.
Mall, Art. mesent. sup. 78.
— Darmbewegung 166.
— Darmkrypten 162.
— Darmzotten 168.
— Gallengänge 155.
— Kapillaren der Leber 100.
— Magenschleimhaut 150.
— Peristaltik des Darms 166.
Maly, Hydrobilirubin 155.
Mangold, Totenstarre 240.
Manning, Darmsaft 162.
Marbe, Verschmelzung von intermittierenden Erregungen 371.
Marey, Sphygmograph 84.
— Refraktärer Zustand 57, 255.
Marinescu, Atmungszentrum 122, 293.
Martin, Ch. J., Gerinnung 47.
— Körpertemperatur von Echidna 8.
Massen, Karbaminsäure 184.
Matthiessen, Linsenschichtung 360.
Maulbeerform der Blutkörperchen 24.
Mayer, S., Kontraktile Elemente der Kapillaren 91.
Mazzoni, Nervenenden 324.
Medwedew, Enzymwirkungen 143.
Meissner, Nervenenden 324.
Meltzer, Schlucken 136.
Membranen, halbdurchlässige 25.
v. Mering, Glykogenbildung 173.
— Magen 151, 153.
— Pankreas 179.
— Resorption des Zuckers 171, 173.
Merkel, Tastzellen 324.
Methämoglobin 31.
Metzger, Nebenniere 179.
Meyer, H., Narkose 258.
Meynert, Hirnrinde 299.
Michel, Kristalle des Serumalbumin 39, 40.
Middeldorf, Serumalbumin 40.
Miescher, Leben des Rheinlachses 199, 200.
Milchgerinnung 150.
Milchnahrung 209.
Milchsäure im Muskel 241, 245.
Miller, W. S., Lungenarterie 78.
Minimalluft 117.
Minimum des Energieverbrauchs 202.
Minkowski, Harnsäure 185.
— Pankreas 179.

Mislawsky, Atmungszentrum 293.
Mittelhirn 292.
Mittelpunkt, optischer 357.
Mittelton 349.
Modalität der Empfindungen 354.
Mörner, Cysteïn 161.
Mommsen, Tonus 282.
Monoaminosäuren 161.
Moore, Cholesterin der Galle 156.
— Fettresorption 169.
— Lösung der Fettsäuren in Galle 157.
— Reversion der Verdauungsprodukte 147.
Moos, Schnecke 349.
Morat, Gefäßnerven 95.
Moritz, Magenbewegungen 151.
Mosen, Blutplättchen 26.
Moser, Schlucken 135.
Mosso, A., Harnblase 192.
— Tonus der Gefäßmuskeln 91.
Mott, Sensomobilität 292.
Mucin 139.
Müller, Fr., Mucin 139.
— G. E., psychophysische Axiome 305.
— Joh. d. Ä., Nervenwurzeln 277.
— d. J., Speichelwirkung im Magen 152.
— Eiweißverdauung im Magen 163.
— Einfluß der Nahrung auf den Magensaft 153.
— freie Salzsäure 149.
— M., Gefäßschatten der Netzhaut 367.
Muirhead, Karbaminsäure 184.
Munk, H., Rindenfelder 301.
— J., Eiweißresorption 174.
— Fettansatz 169.
— Fettresorption 169.
— Lymphfistel 99.
— Sulfocyansäure 140.
Muskel, Asche 242.
— Bestandteile 238.
— Dehnbarkeit 219.
— Elastizität 216.
— Erregungsleitung 255.
— Gaswechsel 127.
— Narkose 257.
— Spannung 227.
— Tetanus 223.
Muskeleiweiß 239.
Muskelglykogen 172.
Muskelkraft 230.
Mukelreflexe 336.
Muskelspindeln 337.
Muskel-Stoffwechsel 243.
Muskeltonus 192.
Muskelvolum 250.
Muskelzuckung 223.
Musso, Sulfocyansäure 140.
Myopie 364.
Myxödem 179.

N.

Nachbilder 371.
Nagano, Darmsaft 162.
Nagel, Adaptation des Auges 372.
— Raddrehungen 338.
Nahepunkt des Auges 364.
Nahrungsmittel 206.
Nahrungsstoffe 10.
Narkose der Muskeln und Nerven 257.
Narkotika, basische 258.
— indifferente 257.
Nasenatmung 131.
Nasse, Verteilung des Chlor im Blute 45.
Naunyn, Gallensteine 156.
— Glykogenbildung 173.
— Schmerzempfindung 324.
Nebenniere 179.
Negativer Druck im Brustraum 120.
Nencki, Bilirubin 155.
— Darminhalt 163.
— Hämin 32.
— Harnstoff 184.
— Karbaminsäure 184.
Nerven, Bau derselben 252.
— Beziehung zu den Muskeln 251.
— Erregungsleitung 253.
— Narkose 257.
— trophische 291.
— zentrifugale 276.
— zentripetale 276.
Nervendegeneration 276.
Nervenenden der Haut 324.
— in den Muskeln 336.
Nervenwurzeln 276.
Netzhaut des Auges 366.
Netzhauterregung 366, 370.
Netzhautströme 368.
Neumann, A., Harnsäure 184.
— C., Dioptrik 359.
Neumeister, Eiweißverdauung 148.
— Trypsinverdauung 160.
Nicolai, Erregungsleitung 254, 275.
Niere, Arbeit ders. 188.
— Volum ders. 189
Nießreflex 289.
Niveaureflexe 284.
Nößke, Leukocytose 28, 38.
Nothwang, Wasserentziehung 208.
Nutall, baktericides Serum 40.
Nutzeffekt der Nahrung 15.
Nystagmus 339.

O.

Oberflächenentwickelung 7.
Oberflächenspannung 27.
Öffnungserregung 263, 267.
Öhrwall, Geschmack 329.
Örtel, Fistelstimme 352.

Örtmann, Gaswechsel des Salzfrosches 129.
Ohr 345.
Oker-Blom, Demarkationsstrom 271.
— Unpolarisierbare Elektroden 262.
Olfaktometer 334.
Oliver, Tonus der Gefäßmuskeln 91.
Oppel, Zungendrüsen 136.
Orientierung der Netzhäute 373.
Osmose im Darm 170.
Osmotischer Druck 24.
Ostroumoff, Gefäßnerven 95, 275.
Oswald, Schilddrüse 179.
Otolithen 340.
Overton, Diffusion gelöster Stoffe 98.
— Durchgängigkeit der Zellen 25.
— Narkose 257.
— Quellungswasser 97, 243.
— Resorption 173, 175.
Owsjannikow, Gefäßzentrum 291.
Oxyhämoglobin 28.

P.

Pacinische Körperchen 324.
Paladino, Muskelbrücken zw. Vorhof und Kammer 73.
Pankreas, Sekretionsnerven 158.
Pankreasdiabetes 179.
Pankreasextrakte 159.
Pankreasfistel 158.
Pankreassekret 157.
— Einfluß der Nahrung auf dasselbe 159.
Parallelismus, psychophysischer 304.
Parker, Cholesterin der Galle 156.
Paul, Harnsäure 185.
Pawlow, Karbaminsäure 184.
— Magensaft 144, 153.
— Pankreasfistel 158.
— Scheinfütterung 145.
— Sekretionsnerven des Magens 144.
— Sekretion des Pankreas 159.
— Speichelabsonderung 138.
— Vaguslähmung 124, 292.
Pellacani, Harnblase 192.
Pembrey, Gaswechsel nach Aderlaß 129.
— Wärmeregulation 211.
Pentzold, Geruch 333, 334.
Pepsin 146.
Pepsinogen 146.
Pepton 147, 160.
Periode des Herzens 63.
Peristaltik des Darms 165.
— des Herzens 63.
Pettenkofer, Gaswechsel 124.
— Stoffwechsel 204.
Petry, Verteilung der Kohlensäure im Blute 45.
Pfeffer, W., Chemotaxis 28.
— Osmotische Untersuchungen 24.
Pflüger, E., Austreibung der Kohlensäure aus dem Blute 112.
— Dyspnoë 123.
— Fettresorption 169.
— Gase des ungeronnenen Blutes 113.
— Lösung der Fettsäuren in Galle 157.
— Luftpumpe 107.
— Stoffwechsel des Blutes 115.
— Wärmeregulation 211.
— Zuckungsgesetz 264.
Piqûre 190.
Plasma 21.
— Zusammensetzung 45.
Plattner, kristallisierte Galle 156.
Poiseuille, Blutdruck 52.
Polarisation 267.
Porter, W. T., Atmungszentrum 122.
— Vasomotoren des Herzens 92.
Prausnitz, Eiweißzersetzung im Hunger 200.
Pregl, Darmsaft 162.
Primärstellung der Gesichtslinien 374.
Protagon der Zellen 25.
Prout, Säure des Magensaftes 145.
Ptyalin 142.
Puls 81—84.
Pulsverspätung 84.
Pulswelle, Geschwindigkeit ders. 84.
— Zurückwerfung ders. 86.
Pyramidenbahn 300.

Q.

Quecksilbermanometer 53.
Quecksilberpumpe 107.
Quellungswasser 97.

R.

Raddrehungen der Augen 338.
Raumschwellen des Tastsinns 319.
Rautenhirn 292.
Reaktionszeit 281.
Reflexe 278 ff.
— Bahnung ders. 285.
— Hemmung ders. 285.
— der Hirnnerven 289.
— vom Labyrinth 295.
— menschliche 287 ff.
— Niveaureflexe 284.
— Summation der Reize 281.
Reflextonus 282.
Reflexzeit 278, 280.
Refraktärer Zustand 57, 255.
Refraktion des Auges 364.
Regio olfactoria 333.
Regnault, Gaswechsel 124, 126, 127
Reiset, Gaswechsel 124, 127.
Reiz 224.
— adäquater 323.

Reservekraft des Herzens 87.
— des Muskels 230, 233.
Reserveluft 117.
Residualluft 117.
Resonanz des Ohres 350.
Resonatoren im Ohr 348.
Resorption des Eiweiß 174.
— der Fette 167.
— der Kohlehydrate 171.
— im Magen 153.
Respiratorischer Quotient 128, 196.
Reversion der Verdauungsprodukte 143, 147.
Revolution des Herzens 63.
Rheochord 262.
Richards, saurer Geschmack 327.
Rindenfelder 298.
Rindenreizung 299.
Ring, Trypsinverdauung 161.
Ringerlösung 260.
Rippenbewegung 119.
Riva-Rocci, Sphygmomanometer 86.
Rockwood, Fettresorption 169.
— Lösung der Fettsäuren in Galle 157.
Röhmann, Darmsaft 162.
Röschens, Trypsinwirkung 160.
Rolleston, Wärmebildung im Nerven 274.
Rollett, Beuger und Strecker 275.
— Drüsen des Magens 147.
— Geruchsempfindung 335.
— Geschmacksempfindungen 306, 330.
— lackfarbenes Blut 28.
— Lichtabsorption durch d. Blutfarbstoff 30.
Rosenstein, Lymphfistel 99.
— Resorption des Eiweiß 174.
Rosenthal, Atmungsreize 123.
— Spez. Wärme des Muskels 246.
Roßbach, Totenstarre 240.
Roy, Kontraktilität der Kapillaren 91.
— Nierenvolum 190.
Rubner, Eiweißnahrung 203.
— Energiebilanz 16.
— Energieverbrauch im Hunger 199.
— Ernährung 8.
— Fettansatz aus Eiweiß 205.
— Gaswechsel 127.
— Kalorimeter 4.
— Nutzeffekt 15.
— Stoffwechsel 199 ff.
— Verbrennungswärme 130.
— spezifisch-dynamische Wirkung der Nahrungsstoffe 205.
— Vertretungswerte 200.
— Wärmeproduktion 7.
— Wärmeregulation 198 ff., 210 ff.
Ruffini, Nervenenden 324, 325.
Russel, Zahl der Blutplättchen 38.

S.

Sachs, Wärmestich 214.
Sahli, Diurese 190.
— Reflexe 288.
Salkowski, Harnstoff 184.
Salomon, Harnstoff 184.
Salvioli, Resorption des Eiweiß 175.
Salzarme Nahrung 208.
Salze des Muskels 242.
Salzer, Dichte der Zapfen 367.
Salzsäure, gebundene 148.
Salzsäurebindung durch die Verdauungsprodukte 148.
Santesson, Muskelzuckung 227, 228.
Sauerstoffbindung im Blute 109.
Sauerstoffgehalt, spezifischer 109, 114, 129.
Saugen 133.
Schäfer, Rindenfelder 302.
— Tonus der Gefäßmuskeln 91.
Schalfijew, Hämin 32.
Schallempfindungen 342.
Scheinfütterung (Pawlow) 145.
Schenk, Indikator 219.
Schiefferdecker, Leukocyten 27.
Schierbeck, Kohlensäurespannung im Magen 152.
— Speichelwirkung 141.
— Trypsinwirkung 160.
Schiff, Gefäßnerven 94.
— Schilddrüse 179.
Schilddrüse, Verlust ders. 179.
Schlauchwellen 82.
Schleimstoff 139.
Schleuderzuckung 226.
Schließungstetanus 263.
Schließungszuckung 262.
Schlucken 134.
Schmeckbecher 328.
Schmerzempfindung 321.
Schmerzpunkte 323.
Schmiedeberg, Chondroitsäure 149.
— Diuretika 189.
— Hippursäure 185.
Schmidt, Ad., Darminhalt 163.
— Alex, Fibrinferment 46.
— Stoffwechsel des Blutes 116.
— C., Aschenbestandteile des Blutes 42.
— Säure des Magensaftes 145.
— Speichelmenge 139.
— Trockensubstanz der Erythrocyten 22.
Schmidt-Mühlheim, Resorption des Eiweiß 174.
Schnecke des Ohres 347.
Schönlein, Elektr. Fische 274.
Schöpffer, Resorption des Zuckers 173.
Schrader, Fixationsreflex 289.
— Großhirn 298.
v. Schröder, Harnstoff 184.

v. Schröder, Harnsäure 186.
— Koffeïn 189.
Schultze, M., Stäbchen der Netzhaut 372.
Schultzen, Harnstoff 184.
Schulze, E., Arginin 161.
— Harnstoff 184.
Schulz, Fr. N., Globin 33.
Schur, Harnsäure 185.
Schwankung, negative 273.
Schwarzempfindung 373.
Schwebungen 349.
Schwellenreiz 57.
Schwerpunkte der Körperteile 218.
Schweißabsonderung 213.
Schwelle des Reizes 263.
— Raumschwellen 320, 321.
— Unterschiedsschwelle 318.
Seemann, Darmsaft 162.
— Eiweißverdauung im Darm 163.
— Resorption des Eiweiß 175.
Sehnenspindeln 337.
Sehrot 367.
Sehschärfe 373.
Sekrete 132.
Sekretion, innere 167, 178.
Sekundenvolum 54, 76.
Selbstverdauung 161.
Sensomobilität 292.
Serum 19, 39.
— baktericide Wirkung 41.
— Eiweißkörper desselben 39.
— globulicide Wirkung 41.
— Salze desselben 42.
Serumalbumin 39, 40.
Serumglobulin 40.
Setschenow, Bindung der Kohlensäure im Blute 112.
Sherrington, Ataxie 336.
— Kortikale Hemmung 301.
— Sensomobilität 292.
Sieber, Darminhalt 163.
— Hämin 32.
Siegfried, Phosphorfleischsäure 239.
Simultanschwelle 321.
Sinne 305 ff.
Sinnesempfindungen 306.
Sinnesflächen 306.
Sinneswerkzeuge 306.
Sivén, Eiweißminimum 208.
Smirnow, Nervenenden 325.
Smith, Kohlensäurebildung 128.
Soetbeer, Körpertemperatur 8.
Sommer, Temperaturempfindung 310.
Spannung der Gase im Blute 113.
Spannungskurve des Muskels 227.
Speck, Messung des Gaswechsels 116.
Speichel 136.
— Eigenschaften 139.
Speichelnerven 137.
Speichelwirkung im Magen 152.
Spezifisch-dynamische Wirkung der Nahrungsstoffe 205.
Sphygmograph 84.
Sphygmomanometer, Riva-Rocci 86.
Spiro, Milchsäure des Muskels 245.
— Serumglobulin 40.
Sprache 351.
Sprachlaute 353.
Spiralganglion 279.
Stäbchen des Auges 372.
Stahl, Chemotaxis 28.
Starling, Darmbewegung 165.
— Harnabscheidung 187.
— Lymphbildung 99—101.
— Magenbewegungen 151.
— Sekretion des Pankreas 159.
— Ureter 191.
Steapsin des Pankreas 159.
Stechapfelform der Blutkörperchen 24.
Steinach, Spinalganglion 279.
Steinbrügge, Schnecke 349.
Stensons Versuch 240.
Stereoskopie 377.
Stickstoffbestimmung nach Kjeldahl 183.
Stickstoffbindung im Blute 108.
Stickstoffgleichgewicht 195, 204.
Stimme 351.
Stimmbänder 351.
Stirling, Reflexe 281.
Stoffwechsel 193 ff.
— des Blutes 115.
— im Hunger 197.
— der Lunge 116.
— bei Nahrungszufuhr 200.
Stoffwechselbilanz 195.
Stohmann, Verbrennungswärme 13.
Straßburg, Gasspannungen der Gewebe 114.
Straub, Wasserentziehung 208.
Stricker, Gefäßnerven 95.
Stroma der Blutkörperchen 25, 33.
Stromdichte 264.
Stromgeschwindigkeit 49.
— mittlere 76.
Stromrichtung 265.
Stromuhr von Ludwig 54.
Strümpell, Reflexe 288.
Sudler, Anatomie der Gallengänge und Gallenblase 154.
Sukzessivschwelle 320.
Summation der Reize 281.
— der Zuckungen 235.
Süssl, Speichelwirkung im Magen 152.
Systole des Herzens 63.
Synthesen im Tierkörper 185.

T.

Tachograph 84.
Tachypnoë 122.

Tangl, Wärmestich 214.
Tappeiner, Atemstillstand 124.
— Gärungen im Darm 163.
— Reflex vom Trigeminus auf den Herzvagus 89.
Tastempfindungen, aktive 335.
— passive 308.
Tastpunkte 315.
Tastzellen 324.
Taurocholsäure 156.
Teichmannsche Kristalle 32.
Teilungskoëffizient 258.
Temperatur des Körpers 209.
Temperaturempfindungen 308.
Temperaturskalen 311.
Tengwall, Muskelreflexe 336.
Tetanus des Muskels 223, 235, 262.
— sekundärer 273.
— durch konstanten Strom 263.
Thelen, Kalium und Natrium der Blutkörperchen 44.
Thrombin 46.
Thrombocyten 26.
— Zahl derselben 38.
Thunberg, Schmerzempfindung 324.
— Schmerznerven 325.
— Temperaturempfindung 310.
Tiefensehen 377.
Tigerstedt, Elektrotonus 268.
— Energieverbrauch 206.
— Hungerversuch 197/199.
— Latenzzeit des Muskels 224.
— Minimum des Energieverbrauchs 202.
— Öffnungserregung 267.
— Sekundenvolum 54.
Tobiesen, Sauerstoffbindung 109.
— spez. Sauerstoffgehalt 130.
Ton 342.
Tonhöhe 342, 350.
Tonstärke 343.
Tonempfindlichkeit 350.
Tonogramme des Herzens 69.
Tonus der glatten Muskeln 192.
— reflektorischer 282, 283.
Torup, Kohlensäurebindung des Blutes 112.
Totenstarre 239.
Trägheitsmoment 227, 230.
Traube, M., halbdurchl. Membr. 25.
Treppe, Zuckungstreppe 236.
Trigeminuslähmung 291.
Trommelfell 345.
Trypsinverdauung 160.
Tschermak, Depressor 94.
Tubby, Darmsaft 162.
Turner, Trigeminusophthalmie 291.

U.

v. Udranzky, Furfurol 161.
Überlastung des Muskels 234.
Übertragungszeit 280.
Ultraviolett 369.
Umstimmung des Nerven durch den konstanten Strom 268.
— des Sehorgans 370.
Ungleichwertigkeit der Nahrungsstoffe 200.
Unpolarisierbare Elektroden 262.
Unterschiedsschwelle des Tastsinns 318.
Unterstützung des Muskels 233.
Ureter 191.

V.

Vagus, Beziehungen zur Atmung 124.
— Einfluß auf d. Gaswechsel 128.
— Wirkung auf d. Herz 89.
Vaguslähmung 291.
Vasodilatoren 95.
Vasokonstriktoren 92.
Vasomotoren 91.
Vatersche Körperchen 324.
Veillon, Hämometer 34.
Ventilationsgröße 117.
Verbrennungen, Art derselben 115.
Verbrennungswärme 13.
Verdauung 132.
Verkürzungskurve des Muskels 228.
Verletzungsstrom 271.
Verschlußzeiten des Herzens 71.
Vertretungswerte d. Nahrungsstoffe 200.
Verworn, Otolithen 341.
Vernon, Wärmestarre 240.
Vierordt, Gehalt des Blutes an Hb. 34.
— Nachweis des Oxyhämoglobin im kreisenden Blute 31.
Vierhügel 297.
v. Vintschgau, Geschmack 229.
Visierebene 374.
Vitalkapazität 117.
Volumgeschwindigkeit 49.
Voit, C., Eiweißzersetzung im Hunger 198, 199.
— Fettbildung 203.
— Gaswechsel 124.
— Glykogenbildung 173.
— Leimfütterung 207.
— Resorption des Eiweiß 175.
— Schwund der Organe im Hunger 200.
— Stickstoff des Muskels 239.
— Stickstoffgleichgewicht 204.
— physikal. Wärmeregulation 203.
— E., Eiweißminimum 208.
— Fettbildung 203.
— Kalkarme Nahrung 209.
— F., Glykogenbildung 173.

Voit, F., Kotbildung 164.
Vokale 352.
Volhard, Fettspaltung im Magen 150.
Volkmann, Wassergehalt des Körpers 97.

W.

Waller, Narkose der Nerven 257.
Wärme, spezifische des Muskels 246.
— tierische 209 ff.
Wärmebildung im Nerven 274.
Wärmeentwickelung im Muskel 246 ff.
Wärmehaushalt 193 ff.
Wärmekapazität des Muskels 246.
Wärmeregulation, chemische 198, 210.
— durch das Gehirn 295.
— physikalische 203, 212.
Wärmestarre 240.
Wärmestich 214.
Wärmestrahlen 369.
Wärmeverlust durch Schweiß 213.
Ward, Reflexe 281.
Warmpunkte 309.
Warren, Gefäßnerven 95, 276.
— Kniereflex 288.
Wasserabscheidung in den Magen 153.
Wasserentziehung 208.
Weber, E. H., Druckempfindung 314.
— Kreislaufmodell 79.
— Raumschwelle 319, 320.
— Temperatur-Empfindung 310, 313, 314.
— Unterschiedsschwelle 318.
— Wirkung des Vagus auf das Herz 88.
— Zirkelversuch 320.
Weinland, Antiferment 146.
— Antitrypsin 161.
— Harnsäure 184.
— Laktase 159.
Weiß, G., Herzmuskel 85.
— J., Harnsäure 184.
Weitsichtigkeit 364.
Welcker, Blutmenge 48.
Wendepunkte der Zuckungskurve 227.
Wien, M., Tonempfindlichkeit 350.
Winterstein, Arginin 161.
Wöhler, Hippursäure 185.
Wolpert, physikalische Wärmeregulation 203.
Wooldridge, Gerinnung 47.
— Stroma der Blutk. 25, 33.
Wundt, Lokalisation 321.
Wurfzuckung 226.
Wurtz, Harnstoff der Lymphe 99.

Y.

Young, Theorie d. Farbenempfindung 370.

Z.

Zählzellen der Schnecke 350.
Zaleski, Hämin 32.
Zapfen der Netzhaut 367.
Zinoffsky, Oxyhämoglobin 31.
Zirkelversuch 320.
Zucker, Resorption dess. 171.
Zuckerstich 294.
Zuckung des Muskels 223.
— Interferenz der Zuckungen 235.
— rhythmische 260.
— sekundäre 273
— Summierte Zuckungen 235.
Zuckungsgesetz 264.
Zuckungsreihen 237.
Zungendrüsen 137.
Zuntz, Alkaleszenz des Blutes 44.
— Atmungsreize 123.
— Messung des Gaswechsels 116.
— Respiratorischer Quotient 129.
— Wärmeentwickelung im Muskel 249.
— Wärmeregulation 211.
Zwaardemaker, Olfaktometer 334.
— Riechen 334.
— Tonempfindlichkeit 350.

Die Untersuchung des Pulses

und ihre

Ergebnisse in gesunden und kranken Zuständen.

Von

Dr. M. v. Frey,

Professor an der Universität Leipzig.

Mit zahlreichen in den Text gedruckten Holzschnitten.

In Leinwand gebunden Preis M. 7,—.

Der Herzmuskel

und seine Bedeutung für

Physiologie, Pathologie und Klinik des Herzens.

Ein Versuch zur Entwickelung einer allgemeinen Pathologie und Symptomatologie der Herzmuskelerkrankungen auf anatomischer Grundlage.

Von

Dr. Ehrenfried Albrecht,

Arzt in Berlin.

Mit 3 Lichtdruck- und 4 lithographierten Tafeln.

Preis M. 14,—.

Lehrbuch der Gynäkologie.

Von

Dr. Max Runge,

Geh. Med.-Rat, ord. Prof. der Geburtshilfe und Gynäkologie, Direktor der Univ.-Frauenklinik zu Göttingen.

Mit zahlreichen Textfiguren.

Zweite Auflage.

In Leinwand gebunden Preis M. 10,—.

Lehrbuch der Geburtshülfe.

Von

Dr. Max Runge,

Geh. Mediz.-Rat, ord. Prof. der Geburtshilfe und Gynäkologie, Direktor der Univ.-Frauenklinik zu Göttingen.

Mit zahlreichen Textfiguren.

Siebente Auflage.

In Leinwand gebunden Preis M. 10,—.

Die Krankheiten der oberen Luftwege.

Aus der Praxis für die Praxis.

Von

Professor Dr. Moritz Schmidt.

Mit 182 Textfiguren und 7 Tafeln.

Dritte, sehr vermehrte und verbesserte Auflage.

In Leinwand gebunden Preis M. 18,—.

Handbuch der Arzneimittel-Lehre.

Zum Gebrauche für Studierende und Ärzte

bearbeitet von

Dr. S. Rabow und **Dr. L. Bourget,**

Professoren an der Universität Lausanne.

Mit einer Tafel und 20 Textfiguren.

In Leinwand gebunden Preis M. 15,—.

Die Arzneimittel-Synthese

auf Grundlage der

Beziehungen zwischen chemischem Aufbau und Wirkung.

Für Ärzte und Chemiker

Von

Dr. Sigmund Fränkel,

Dozent für medizinische Chemie an der Wiener Universität.

In Leinwand gebunden Preis M. 12,—.

Zu beziehen durch jede Buchhandlung.

Medizinisch-klinische Diagnostik.

Lehrbuch der Untersuchungsmethoden innerer Krankheiten
für Studierende und Ärzte
von
Professor Dr. Felix Wesener.

Mit 100 Figuren im Text und auf 12 lithographierten Tafeln.
In Leinwand gebunden Preis M. 10,—.

Mikroskopie und Chemie am Krankenbett.

Für Ärzte und Studierende bearbeitet
von
Dr. Hermann Lenhartz,
Professor der Medizin und Direktor des Eppendorfer Krankenhauses in Hamburg.
Mit zahlreichen in den Text gedruckten Abbildungen und 3 Tafeln in Farbendruck.
Vierte, wesentlich umgearbeitete Auflage.
In Leinwand gebunden Preis M. 8,—.

Neue Methoden der Wundheilung.

Ihre Bedingungen und Vereinfachung für die Praxis.
Von
Dr. C. L. Schleich.
Zweite, verbesserte Auflage.
Preis M. 7,—; in Leinwand gebunden M. 8,20.

Schmerzlose Operationen.

Örtliche Betäubung mit indifferenten Flüssigkeiten.
Psychophysik des natürlichen und künstlichen Schlafes.
Von
Dr. C. L. Schleich.
Vierte, verbesserte und vermehrte Auflage.
Mit 32 Textfiguren.
Preis M. 6,—; in Leinwand gebunden M. 7,20.

Therapie des Säuglings- und Kindesalters.

Von
Dr. A. Jacobi,
Prof. der Kinderheilkunde an der Columbia-Universität zu New-York.
Autorisierte deutsche Ausgabe der zweiten Auflage von Dr. O. Reunert.
In Leinwand gebunden Preis M. 10,—.

Leitfaden der Therapie der inneren Krankheiten

mit besonderer
Berücksichtigung der therapeutischen Begründung und Technik.
Ein Handbuch für praktische Ärzte und Studierende
von
Dr. J. Lipowski.
Zweite, verbesserte und vermehrte Auflage.
In Leinwand gebunden Preis M. 4,—.

Makro- und mikroskopische
Diagnostik der menschlichen Exkremente.

Von
M. L. Q. van Ledden Hulsebosch.
Mit 255 naturgetreuen Abbildungen auf 43 Tafeln in Lichtdruck.
Gebunden Preis M. 30,—.

Zu beziehen durch jede Buchhandlung.